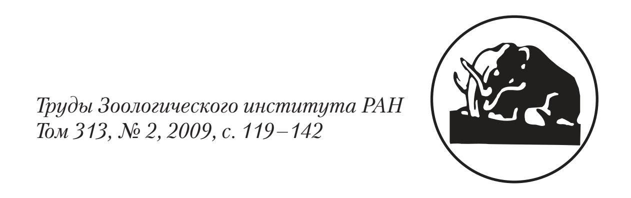
Труды Зоологического института РАН
Том 313, № 2, 2009, с. 119–142



УДК 591.4:599.742.21:591.93

КРАНИОМЕТРИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ОСТРОВНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ БУРОГО МЕДВЕДЯ (*URSUS ARCTOS*, CARNIVORA) С ХОККАЙДО, САХАЛИНА И ЮЖНЫХ КУРИЛ

Г.Ф. Барышников[1]* и А.Ю. Пузаченко[2]

[1]*Зоологический институт Российской академии наук, Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: ursus@zin.ru*
[2]*Институт географии Российской академии наук, Старомонетный пер. 29, 109017 Москва, Россия; e-mail: puzak1@rambler.ru*

РЕЗЮМЕ

Морфометрический анализ 84 черепов взрослых самцов *Ursus arctos* с островов южной части Охотского моря выявил различия между бурыми медведями с о. Хоккайдо и Южных Курил (*U. a. yesoensis*), с одной стороны, и таковыми с о. Сахалин, Шантарских о-вов и прилежащей части азиатского материка (*U. a. beringianus*), с другой стороны. Анализ также выявил краниометрические особенности медведей в трех генетически различающихся группах на Хоккайдо и показал сходство медведей Южных Курил (о. Итуруп и о. Кунашир) с медведями восточной группы (В) Хоккайдо. Дифференциация медведей на группы обусловлена главным образом варьированием ширины церебральной части и основания черепа, а также высоты нижней челюсти. Медведи с Сахалина близки к материковым, но имеют меньшие размеры и более узкий череп в заглазничной области. Морфометрические данные не коррелируют с предполагаемыми сроками расселения разных групп бурого медведя на Хоккайдо и определяются, вероятнее всего, локальными адаптациями популяций. В работе впервые определены количественные (информационные) характеристики морфологического (морфометрического) разнообразия черепов медведей разных подвидов, которые важны для сравнительных исследований. Череп *U. a. yesoensis* характеризуется низкой вариабельностью по сравнению с *U. a. beringianus* и другими подвидами бурого медведя. Сформулирована гипотеза о более высокой морфологической специализации *U. a. yesoensis, U. a. beringianus* и *U. a. piscator* относительно *U. a. arctos* и *U. a. collaris*.

Ключевые слова: биоразнообразие, географическая изменчивость, многомерное шкалирование, острова юга Охотского моря, энтропия Шеннона-Уивера, *Ursus arctos*

Представлена 24 февраля 2009; принята 24 апреля 2009.

CRANIOMETRICAL VARIABILITY IN INSULAR POPULATIONS OF BROWN BEAR (*URSUS ARCTOS*, CARNIVORA) FROM HOKKAIDO, SAKHALIN AND SOUTH KURILS

G.F. Baryshnikov[1]* and A.Yu. Puzachenko[2]

[1]*Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034, Saint Petersburg, Russia; e-mail: ursus@zin.ru*

[2]*Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, Staromonetnyy per., Moscow 109017, Russia; e-mail: puzak1@rambler.ru*

ABSTRACT

The morphometrical analysis of 84 skulls of adult males of *Ursus arctos* from islands of the southern part of the Okhotsk Sea has revealed differences between brown bears from Hokkaido and South Kurils (*U. a. yesoensis*) and bears from Sakhalin, Shantar Islands and adjacent part of Asia (*U. a. beringianus*). The analysis has revealed

* Автор-корреспондент / Corresponding author.

craniometrical features of bears from three genetically different groups from Hokkaido and has shown similarity of bears from South Kurils (Iturup I., Kunashir I.) with bears of the eastern genetic group (B) from Hokkaido. The differentiation of bears into groups is mainly caused by the variation of width of the cerebral part and the basis of the skull and of the jaw height. Bears from Sakhalin are close to the continental ones, but have the smaller sizes and narrower skull in the postorbital area. The morphometrical data do not correlate with the supposed time of immigration of different groups of the brown bear to Hokkaido. Most likely, these data are defined by local adaptations of the studied populations. In our work, quantitative (informational) characteristics of the morphological (morphometrical) diversity of skulls of bears of different subspecies, important for comparative studies, are defined for the first time. Skull of *U. a. yesoensis* is characterized by a low variety in comparison with those of *U. a. beringianus* and other subspecies. The hypothesis about rather high morphological specialization of *U. a. yesoensis, U. a. beringianus* and *U. a. piscator* in comparison with *U. a. arctos* and *U. a. collaris* is formulated.

Key words: biodiversity, geographical variability, multidimensional scaling, south islands of Okhotsk Sea, Shannon-Weaver entropy, *Ursus arctos*

Submitted 24 February, 2009; accepted 24 April, 2009.

ВВЕДЕНИЕ

Бурый медведь (*Ursus arctos* L., 1758) является хорошим объектом для изучения количественных характеристик морфологического разнообразия. Это – голарктический полиморфный вид, успешно переживший глобальную перестройку экосистем на границе плейстоцена и голоцена. В Евразии и Северной Америке исторически сформировались многочисленные географические расы медведей (Барышников 2007), характеризующиеся различной специализацией. Бурый медведь является объектом молекулярно-генетических (в том числе филогеографических) исследований, что также позволяет в широком контексте сравнивать результаты, отражающие разные уровни организации биологического разнообразия.

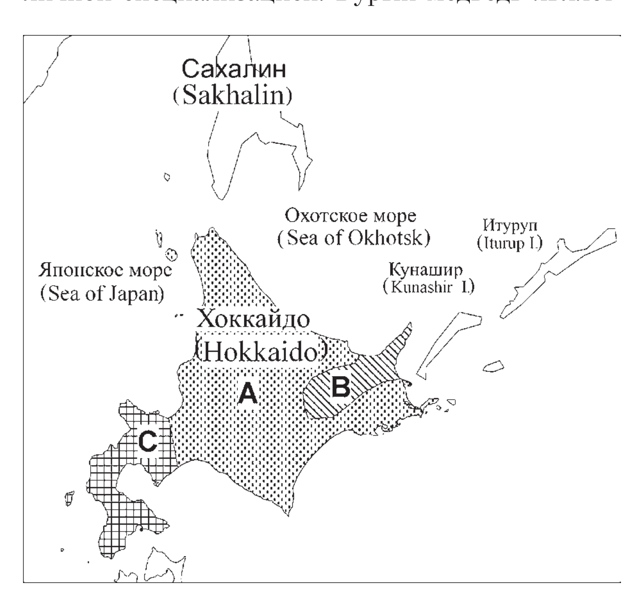


Рис. 1. Расположение групп A, B и C *U. a. yesoensis* на о. Хоккайдо (по: Matsuhashi et al. 1999).

Fig. 1. Ranges of *U. a. yesoensis* groups A, B, and C on Hokkaido Island (according to Matsuhashi et al. 1999).

Изучение генетики бурого медведя выявило присутствие на острове Хоккайдо трех аллопатрических групп (A, B и C; Рис. 1), каждая из которых характеризуется специфическим набором гаплотипов митохондриальной ДНК (Tsuruga et al. 1994; Matsuhashi et al. 1999, 2001; Masuda et al. 1998, 2001). Характер дивергенции между группами, вероятно, отражает последовательные этапы миграционных волн расселения медведей по существовавшим в позднем плейстоцене сухопутным мостам, связывавшим Хоккайдо с азиатским материком. В рамках этой гипотезы южная группа C представляет потомков наиболее ранней из сохранившихся миграционной волн. Следующий этап заселения острова ассоциируется с восточной группой B. В центральной части острова распространены медведи последней по времени миграционной волны (группа A), которые расселились на Хоккайдо с Сахалина в самом конце плейстоцена. При этом по результатам фингерпринтинга, с одной стороны, генетическое разнообразие внутри групп невелико (H: 0.241, 0.302), а с другой стороны, относительно невелика и их генетическая дифференциация (Tsuruga et al. 1994). Относительно слабую генетическую дифференциацию группировок медведей Хоккайдо подтверждают результаты сравнения их с континентальными евразийскими популяциями вида (Masuda et al. 1998).

Молекулярно-генетические исследования выделяют пять современных генетических клад бурого медведя в пределах его видового ареала (Matsuhashi et al. 2001). Клада I объединяет островные популяции, обитающие у южного побережья Аляски (генетически наиболее близки к *U. maritimus* Phipps, 1774). Клада II включает популяции, распространенные в Восточной Европе и, вероятно, на севере Евразии, включая Берингию. К этой кладе на Хоккайдо принадлежат медведи центральной группы (A). Кладу III образуют медведи востока Аляски и севера Канады. В нее входят также медведи группы B с Хоккайдо. Клада IV включает медведей, живущих на юге Канады и в США. Наконец, западноевропейская клада V распадается на две субклады – иберийскую и балканскую. Обнаружено сходство по митохондриальной ДНК между медведями южной группы (C) с Хоккайдо и медведями, обитающими в Тибете (Matsuhashi et al. 2001).

Первые краниометрические исследования бурого медведя Хоккайдо выявили "клинальное" увеличение размеров животных с юго-запада на северо-восток (Yoneda and Abe 1976). Изучение более представительного материала подтвердило наличие такой тенденции, которая сопровождается относительным увеличением высоты мозгового отдела черепа и удлинением нижнечелюстной кости в том же направлении (Ohdachi et al. 1992).

В дальнейшем была установлена связь между географической изменчивостью и группами гаплотипов и показана морфологическая дифференциация этих групп по черепным и зубным признакам (Baryshnikov et al. 2004). Это исследование подтвердило, что наиболее мелкие медведи принадлежат к южной группе (C). Самцы восточной группы (B) характеризуются относительно мелкими щечными зубами, и по этому признаку группа B наиболее дифференцирована от остальных. По мнению авторов, генетически не исследованные медведи с Южных Курил (острова Итуруп и Кунашир) близки к мелким медведям Хоккайдо (*U. a. yesoensis* Lydekker, 1897), а не к более крупным медведям Приморья и Сахалина (*U. a. beringianus* Middendorff, 1851). Сравнение бурых медведей с Хоккайдо и Сахалина продемонстрировало их четкую размерную дифференциацию. Было обнаружено также, что географические различия самок медведей более выражены по сравнению с самцами, что может быть объяснено их высокой филопатрией (Mano 1994).

Данная работа продолжает краниометрические исследования островных популяций бурых медведей подвида *U. a. yesoensis* с использованием дополнительного материала с Сахалина и Южных Курил. Она включает исследование их морфологической дифференциации с применением многомерных методов анализа, сравнительный анализ изменчивости японских медведей относительно подвидов *U. a. beringianus* (Приморье, Шантарские о-ва, Сахалин), *U . a. piscator* Pucheran, 1855 (Камчатка, Сев. Курилы), *U. a. arctos* (европейская часть России, Западная, Средняя и Восточная Сибирь) и *U. a. collarias* Geoffroy et Cuvier, 1824 (Алтай, Саяны, Забайкалье), а также количественную оценку морфологического (морфометрического) разнообразия исследованных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы коллекции Зоологического института РАН (ЗИН, Санкт-Петербург, Россия), Института морской геологии и геофизики РАН (ИМГ, Южно-Сахалинск, Россия), Зоологического музея МГУ (ЗММУ, Москва, Россия), Natural History Museum (NHM, Лондон, Великобритания), Hokkaido Institute of Environmental Sciences (HIES, Саппоро, Япония), Field Sciences Center of Northern Biosphere, Hokkaido University (FSCNB, Томакомаи, Япония), National Science Museum (NSM, Токио, Япония).

Всего изучены 52 черепа взрослых самцов медведей *U. a. yesoensis* и 32 черепа *U. a. beringianus*, в том числе 19 экз. из Приморья, включая 4 экз. с Шантарских о-вов, 13 экз. с Сахалина, 46 экз. с Хоккайдо и 6 экз. с Южных Курил (4 – о. Кунашир, 2 – о. Итуруп). По месту сбора материала выборка с Хоккайдо была разбита на три группы, предположительно относящимся к генетическим группам A (12 экз.), B (6 экз.) и C (28 экз.). Объем материала по подвиду *U. a. piscator* составил – 32, по *U. a. arctos* – 75, по *U. a. collarias* – 27 черепов взрослых самцов.

Схема из 26 промеров приведена на Рис. 2. Номера промеров и их названия соответствуют опубликованным ранее (Барышников 2007, с. 13). Измерения производили механическим штангенциркулем фирмы "Mitutoyo" с точностью 0.1 мм.

Подвидовая систематика бурого медведя приводится по Барышникову (2007).

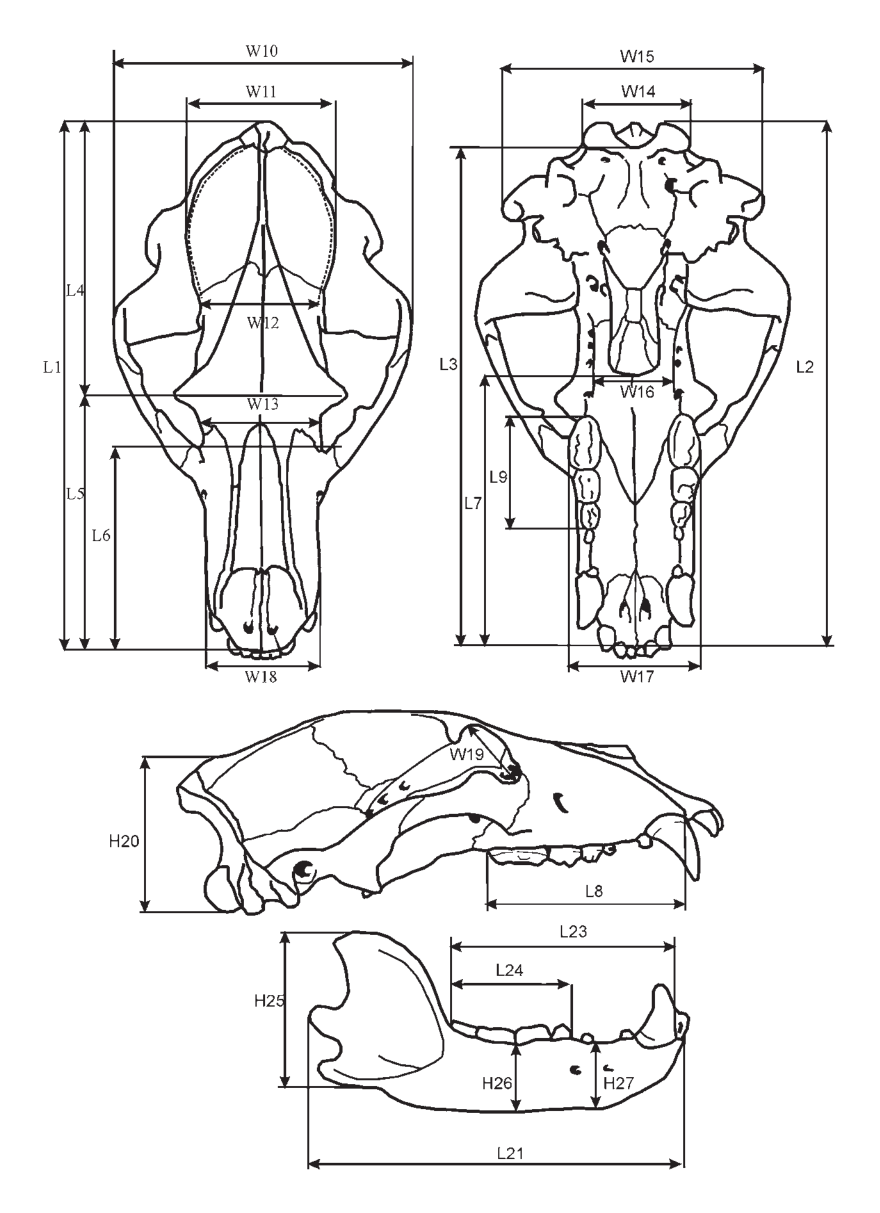


Рис. 2. Схема промеров черепа *U. arctos*.
Сокращения: L1 – общая длина; L2 – кондилобазальная длина; L3 – основная длина; L4 – длина мозгового отдела; L5 – длина лицевого отдела; L6 – лицевая длина; L7– длина костного нёба; L8 – длина верхнего зубного ряда C1 – M2; L9 – длина верхнего ряда щечных зубов P4 – M2; W10 – скуловая ширина; W11 – ширина мозговой коробки; W12 – наименьшая ширина черепа (ширина височного сужения); W13 – межглазничная ширина; W14 – ширина в затылочных мыщелках; W15 – мастоидная ширина; W16 – ширина костного нёба у задненёбной вырезки; W17 – наибольшая ширина костного нёба; W18 – ширина в клыках; W19 – наибольший диаметр глазницы; H20 – высота затылка; L21 – длина нижнечелюстной кости; L23 – длина нижнего зубного ряда c1 – m3; L24 – длина нижнего ряда щечных зубов p4 – m3; H25 – высота нижнечелюстной кости в венечном отростке; H26 – высота нижнечелюстной кости позади m1; H27 – высота нижнечелюстной кости в области диастемы.

Fig. 2. Scheme of skull measurements in *U. arctos*.
Abbreviations: L1 – total length; L2 – condylobasal length; L3 –basal length; L4 – neurocranium length; L5 – viscerocranium length; L6 – length of rostrum; L7– palatal length; L8 – tooth-row length C1 – M2; L9 – tooth-row length P4 – M2; W10 – zygomatic width; W11– neurocranium width; W12 – minimal skull width (postorbital width); W13 – interorbital width; W14 – condylar width; W15 – mastoid width; W16 – minimal palatal width; W17 – greatest palatal width; W18 – width of rostrum (at canines); W19 – greatest diameter of orbit; H20 – cranial height; L21 – total length of mandible; L23 – mandibular tooth-row length c1 – m3; L24 – mandibular tooth-row length p4 – m3; H25 – height of mandible at vertical ramus; H26 – height of mandible behind m1; H27 – height of mandible at diastema.

Исходная статистическая гипотеза состояла в предположении о том, что изменчивость носит исключительно случайный, стохастический характер. В роли основного объекта анализа выступали особи, а не заранее заданные географические выборки.

В ходе многомерного анализа применялись подходы, апробированные ранее на других млекопитающих (Абрамов и Пузаченко 2006; Боескоров и Пузаченко 2001; Загребельный и Пузаченко 2006; Куприянова и др. 2003; Потапова и др.1997; Пузаченко и др. 1999; Пузаченко 2000, 2001, 2003а, 2003б, 2006; Пузаченко и Загребельный 2008; Раутиан и др. 2003; Abramov and Puzachenko 2005; Baryshnikov et al. 2003).

Основные этапы решения задачи описания изменчивости черепа включали: 1) стандартизацию переменных и получение матриц морфологических дистанций между всеми парами особей на базе евклидовой дистанции и ранговой корреляции Кендалла; 2) оценку минимальной размерности для модели неметрического многомерного шкалирования (Shepard 1962; Kruskal 1964) и расчет линейно нескоррелированных переменных, содержащих основную информацию об изменчивости осей многомерного шкалирования (ОМШ[1]); 3) биологическую интерпретацию новых переменных с использованием корреляционного анализа (ранговая корреляция Спирмена, r_s) с исходными промерами; 4) классификацию особей с использованием переменных, полученных на этапе 2 методами иерархической и неиерархической классификаций (Уиллиамс и Ланс 1986; Айвазян и др. 1989; Sattath and Tversky 1977); 5) анализ изменчивости отдельных промеров.

В работе применялись и традиционные непараметрические методы одномерного анализа: тест Краскелла-Уолиса и одномерный дисперсионный анализ.

Исходными данными для измерений разнообразия были ОМШ. Во-первых, мы использовали их как признаки для дихотомической классификации выборок. Дихотомическая классификация (Пузаченко Ю. и др. 2004) последовательно делит выборку на классы по основанию два. Классификация продолжается до тех пор, пока центры тяжести подмножеств по сравниваемым признакам становятся тождественными до десятого знака или последующие итерации не изменяют состава выделенных множеств. Число классов для каждого уровня (L) при достаточном объеме выборки и максимально возможном разнообразии $K = 2^L$. Для каждого уровня классификации рассчитывали меру информационного разнообразия – статистическую энтропию Шеннона-Уивера (H) и ее зависимость от L ($H = dL$). Если рассматриваемая система стационарна, d (информационная размерность; $0<d\leq 1$) должна быть одинакова для всех уровней классификации. Постоянство d предполагает сохранение правил, определяющих формирование кластеров на разных уровнях классификации. Чем ближе значение информационной размерности к 1, тем полнее реализуется теоретически возможное разнообразие.

В условиях равновесия[2] распределение особей по кластерам дихотомической классификации, как правило, описывается одним из канонических ранговых распределений (Левич 2007; Пузаченко Ю. 2006, 2007). В рассматриваемом нами случае это будет констатацией отсутствия активных эволюционных процессов внутривидовой дифференциации. В качестве моделей были тестированы ранговые распределения: Гиббса (экспоненциальное) – $p_i = e^{(a-\lambda(i))}$

и Ципфа (гиперболическое) – $p_i = e^{(a-\lambda \ln(i))}$

где p_i – выборочная вероятность кластера с рангом i (i = 1, 2, $K_{макс.} = 2^L$), a, λ, – параметры. Кластеры упорядочиваются по числу образующих их особей, так что первый ранг присваивается самому многочисленному их них. Содержательная биологическая интерпретация анализа ранговых распределений в морфометрии не разработана. Сам подход хорошо известен (Левич 2007) и широко используется в экологических исследованиях структуры сообществ. Разработка этого направления в морфометрии позволит получить технически простой инструмент для оценки текущего состояния разнообразия объекта и прогноза его возможной динамики.

Подбор распределений осуществляется по величине коэффициента детерминации регрес-

[1] В тексте ОМШ, воспроизводящие изменчивость размеров, обозначаются как E1, E2 ... Em., а изменчивость формы – как K1, K2 ... Km.
[2] В данном случае под состояниями равновесия понимается эволюционное состояние популяции или совокупности популяций, характеризующееся наличием только обратимой во времени изменчивости.

сионной модели и по величине относительной энтропии Кульбака-Лейблера (Kullbak and Leibler 1951) (ЭКЛ):

$$J = \sum_{i=1}^{k}(p_i)\log_2(\frac{p_i}{P_i})$$

где P_i – оценка вероятности ранга i для модельного рангового распределения. Величина относительной энтропии является мерой расхождения модельного и наблюдаемого ранговых распределений, отражая, таким образом, степень отклонения от равновесного (стационарного) состояния.

Второй способ измерения разнообразия также связан с использованием информационных показателей на основе ОМШ. Поскольку ОМШ линейно независимы, общая величина их разнообразия равна

$$H = -\sum_{j=1}^{d}\sum_{i=1}^{k} p_i \log_2 p_i \quad ,$$

при числе градаций $k = \log_2(N)+1$ (N-объем выборки); d – размерность модели многомерного шкалирования (число осей МШ), $p_i = n_i/N$, $\Sigma p_{i=1}$. Для сравнения разнообразия выборок разного объема использовался нормированный на $\log_2(k)$ безразмерный показатель – выравненность ($E = H/d\log_2 k$)), не зависящий от числа градаций ряда, и обратный к нему показатель – меру организованности разнообразия (O = 1-E). Чем выше значение O, тем сильнее выражено взаимное ограничение изменчивости промеров, сильнее влияние факторов, ограничивающих морфологическое разнообразие и т.п. Для энтропии и меры организованности оценивалась статистическая ошибка (Лебедева и Криволуцкий 2003).

Само распределение значений ОМШ может содержать информацию о “эволюционном состоянии” объектов исследования. В качестве идеальных моделей были использованы нормальное и равномерное распределения. Нормальное распределение принято в качестве “идеальной модели эволюционно стабильного (равновесного) состояния признака”. Модель равномерного распределения соответствует экстремальной ситуации отсутствия ограничений на разнообразие, в которой признаки могут принимать любые значения. Оценка расхождения между наблюдаемым и модельными распределения осуществлялась по средней величине относительной энтропии Кульбака-Лейблера для всех ОМШ.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Многомерный анализ. На уровне объединённой выборки подвидов *beringianus* и *yesoensis* изменчивость размеров черепа удовлетворительно описывается шестью ОМШ, изменчивость пропорций – пятью ОМШ (Табл. 1). Одиннадцать ОМШ воспроизводят от 75 до 93% изменчивости каждого из промеров черепа. Изменчивость большинства промеров, включая промеры общих размеров черепа, воспроизводятся ОМШ E1. ОМШ E2 связана с длиной нижнего (p4-m3) и верхнего (P4-M2) зубных рядов (L24, L9), межглазничной шириной (W13). Изменчивость этих промеров имеет комплексный характер и включает две или более (L2) линейно независимые компоненты (Рис. 3). Наименьшая ширина черепа (W12) также относится к группе комплексных признаков, что выражено в ее корреляции с ОМШ E1 и E3. ОМШ E4 отражает большую часть изменчивости ширины глазницы (W19), ОМШ 5 – ширины в затылочных мыщелках (W14), ОМШ 6 – ширины мозговой коробки (W11).

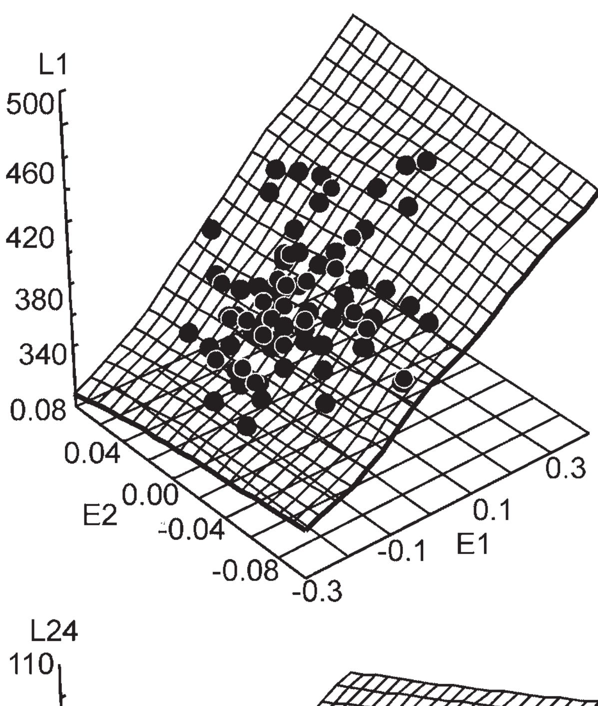
ОМШ K1-K5 описывают аллометрические (связанные с размерами) компоненты изменчивости “пропорций” отдельных промеров. Аллометрия не выражена у длины мозгового отдела (L4), ширины височного сужения (W12), межглазничной ширины (W13) и ширины костного нёба (W16). Их относительная изменчивость, в основном отраженная в индексах от деления промеров на общую длину черепа, также воспроизводится ОМШ K1-K5 (Табл. 2). Отметим, что в изменчивости пропорций ряда промеров одновременно присутствуют компоненты аллометрической и неаллометрической изменчивости (L5, L6, W10 и др.)

В Табл. 3 представлены результаты тестов, отражающих вклад “географического фактора” для подвидов *yesoensis* и *beringianus* (градации фактора: “Приморье, Шантарские о-ва”, “Сахалин”, “Хоккайдо”, “Ю. Курилы”) в значения ОМШ. В целом он относительно невелик, что указывает на абсолютное преобладание индивидуальной изменчивости. Тем не менее, вероятно, что варьирование ОМШ E1, E2, E4, K1 b K3 частично обусловлено именно географической изменчивостью. Следовательно, формальная проверяемая статистическая гипотеза о чисто случайном характере краниометрической изменчивости в рассматриваемой выборке медведей должна быть отвергнута.

В соответствии с этим иерархическая классификация особей методом невзвешенного группового среднего (UPGMA) с использованием евклидовой метрики и ОМШ в качестве переменных характеризовалась очень низким коэффициентом кофенетической корреляции (0.6). Среди использованных в работе методов классификации (Табл. 4) наилучшие результаты дала аддитивная классификация (Sattath and Tversky 1977) на основе матрицы евклидовых дистанций. Аналогичная дендрограмма, построенная на основе средневыборочных значений ОМШ, четко отражает основное содержание географической изменчивости (Рис. 4). Выборки из Приморья, Шантарских о-вов и Сахалина противопоставляются выборкам с Хоккайдо и Ю. Курил в соответствии с разделением их на два подвида.

Результат применения той же схемы анализа к выборке медведей *U. a. yesoensis* сводится к следующему. Размерная изменчивость воспроизводится тремя ОМШ, пропорции черепа – четырьмя ОМШ. Полнота воспроизведения изменчивости промеров осями МШ варьирует от 47 (L24) до 91 (L7) процентов. Ось МШ E1 вновь воспроизводит основной паттерн изменчивости размеров черепа. ОМШ E2 описывает значительную часть изменчивости ширины костного нёба (W16), часть изменчивости длины лицевого отдела (L5), скуловой ширины (W10) и межглазничной ширины (W13). ОМШ E3 связана с наименьшей шириной черепа (W12), шириной костного нёба у заднебной вырезки (W16), наибольшим диаметром глазниц (W19), высотой нижнечелюстной кости в венечном отростке (W25). Промеры W10, W12, W13, W16, W19, H25 характеризуются специфическими не зависимыми от общих размеров компонентами изменчивости.

Вклад “географического фактора” и ассоциируемых с ним генетических различий в популяции медведей Хоккайдо в значения ОМШ невелик (Табл. 5). Доля объяснённой дисперсии по отдельным ОМШ не превышает 20%. При этом размерный паттерн изменчивости, воспроизводимый ОМШ E1, является общим для всех медведей рассматриваемой выборки. Максимальные значения получены для ОМШ, описывающих пропорции черепа (K2 и K4). ОМШ K2 содержит информацию об аллометрической изменчивости промеров ширины черепа (W10, W11, W13, W18), высоты нижней челюсти (H25, H26) и ряда других. ОМШ



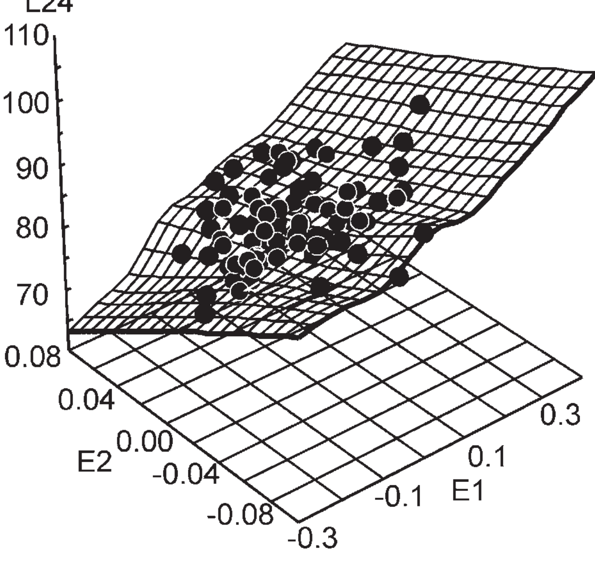


Рис. 3. Примеры промеров черепа, имеющих одну (L1) или более (L24) линейно независимых компонентов изменчивости.

Fig. 3. Examples of skull measurements with one (L1) or several (L24) linear independent components of variability.

K4 коррелирует с длиной верхнего ряда щечных зубов (L9) и наибольшей шириной костного нёба (W17). Кроме этого, первая из двух ОМШ описывает неаллометрическую изменчивость относительных размеров L9, W10, W18, L24, H26 (высота нижнечелюстной кости позади m1), а ОМШ K4 – L9, W17, W19. В целом изменчивость носит непрерывный характер, относительная дифферен-

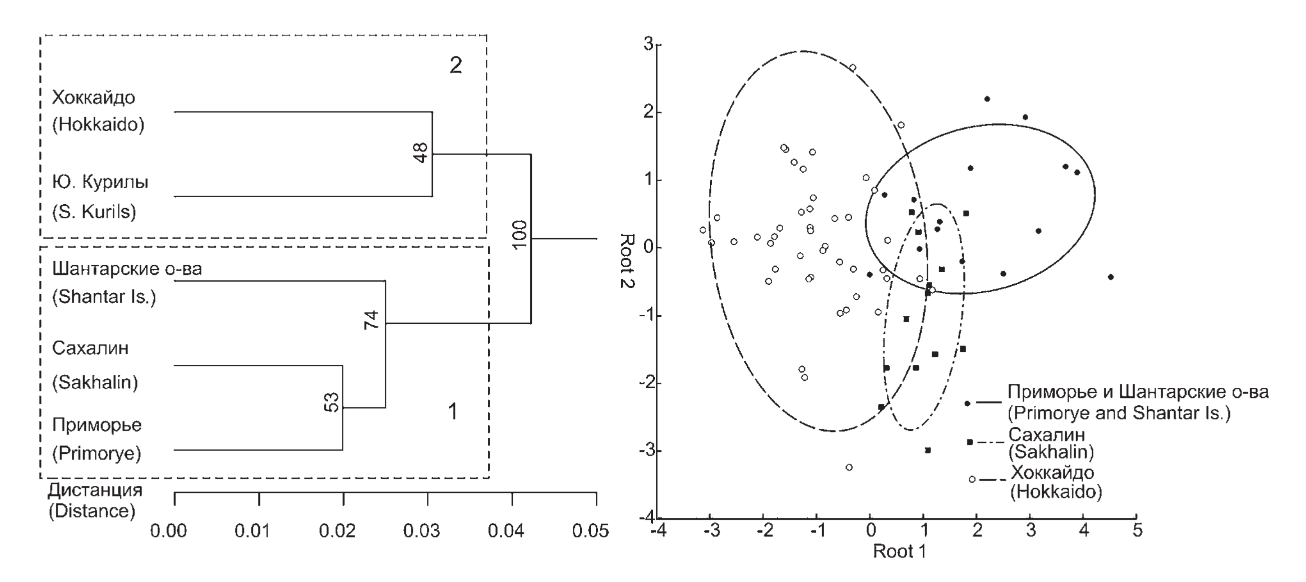


Рис. 4. UPGMA дендрограмма, построенная на основе средневыборочных значений ОМШ и положение центроидов выборок *U. a. beringianus* (1) и *U. a. yesoensis* (2) в пространстве первых двух дискриминантных осей. Цифры около узлов ветвления – уровень “бутстреп поддержки” (%).

Fig. 4. UPGMA tree based on the sample means of MDS and the location of sample centroids of *U. a. beringianus* (1) and *U. a. yesoensis* (2) in the discriminant roots space. Numbers near the nodes – bootstrap supports (%).

циация медведей группы C от всех остальных проявляется вдоль ОМШ К2, а частичное разделение остальных – по ОМШ К4. На Рис. 5 представлена аддитивная дендрограмма, построенная на основе средневыборочных значений ОМШ, и взаимоположение “центроидов” выборок в трехмерном пространстве. Бутстреп поддержка указывает на существенную дифференциацию групп A и C от восточной группы B. Медведи о. Итуруп сближаются с медведями группы B, но демонстрируют некоторую обособленность.

Одномерный анализ. В данном разделе представлены результаты анализа изменчивости отдельных промеров и их роли в морфологической дифференциации медведей.

Подвиды различаются прежде всего общими размерами черепа: *yesoensis* практически по всем промерам мельче *beringianus*. Максимальный уровень различий выявлен по кондилобазальной длине (L2), наибольшей ширине костного нёба (W17), длине мандибулы (L21), длине нижнего зубного ряда и ряду других измерений. Не обнаружено статистически значимых различий только по наименьшей ширине черепа (W12) и диаметру глазницы (W19). Относительные пропорции черепа у обоих подвидов схожи, исключая, соответственно, промеры W12 и W19. Кроме этого, у *yesoensis* длина мозгового отдела (L4) относительным больше, чем у *beringianus*.

В Табл. 6 приведены результаты сравнения медведей Хоккайдо с сахалинской популяцией. Наиболее устойчиво *yesoensis* отличается от медведей Сахалина по длине черепа (L1, L2, L3), длине костного нёба (L7) и длине зубных рядов (L8, L9, L23, L24); не выявлено значимых различий по промерам W12 и W13. На фоне существенной изменчивости длины рострального отдела медведи Хоккайдо характеризуются относительно широким и удлиненным мозговым отделом.

Внутри подвида *yesoensis* наиболее дифференцированы медведи юго-западной группы C, и обитающие на южных Курилах, что соответствует их положению на дендрограмме (Рис. 5; Табл. 7). Наиболее четкие различия проявляются по высоте нижней челюсти (H25, H26, H27), затем по высоте затылка (H20), скуловой ширине (W10) и ширине мозговой коробки (W11). По этим, а также по всем статически значимым промерам, кроме ширины мозговой коробки, медведи с Курил в среднем крупнее, чем таковые с Хоккайдо. Поскольку по общей длине черепа южнокурильские медведи не демонстрируют статистически

Таблица 1. Коэффициенты корреляции Спирмена между осями МШ (E1 – E6, K1 – K5) и промерами черепа для объединённой выборки подвидов *U. a. yesoensis* и *U. a. beringianus*.

Table 1. Rank Spearman coefficients for MDS axes (E1 – E6, K1 – K5) and skull measures in joint sample of two subspecies *U. a. yesoensis* и *U. a. beringianus*.

Промер (Measurement)	E1	E2	E3	E4	E5	E6	K1	K2	K3	K4	K5	r^2
L1	**0.95**	-0.09	0.05	0.09	0.0	0.13	0.43	0.39	0.02	0.30	-0.05	0.93
L2	**0.92**	-0.16	0.12	0.05	0.06	0.05	**0.52**	0.43	0.12	0.18	-0.04	0.93
L3	**0.92**	-0.14	0.10	0.06	0.05	0.05	**0.50**	0.42	0.09	0.20	-0.04	0.92
L4	**0.82**	0.03	0.02	-0.10	-0.02	0.15	0.22	0.39	0.06	0.33	-0.09	0.75
L5	**0.82**	-0.22	0.02	0.36	0.07	0.12	**0.57**	0.23	-0.24	0.23	-0.06	0.89
L6	**0.85**	-0.19	0.06	0.32	0.07	0.10	**0.53**	0.28	-0.20	0.24	-0.08	0.91
L7	**0.88**	-0.21	0.18	0.20	0.09	0.01	**0.58**	0.44	-0.07	0.16	-0.05	0.93
L8	**0.88**	-0.26	-0.06	0.10	-0.10	0.05	0.49	0.24	0.08	0.18	0.11	0.90
L9	0.60	-0.44	-0.40	-0.22	-0.30	0.10	0.36	-0.17	0.44	0.27	0.19	0.94
W10	**0.78**	0.39	-0.02	-0.22	-0.12	0.08	-0.15	**0.52**	0.14	0.25	0.0	0.92
W11	**0.65**	0.18	-0.03	-0.01	0.14	-0.41	0.09	0.46	0.05	-0.22	0.06	0.79
W12	0.41	0.33	**-0.53**	0.32	-0.02	-0.33	-0.14	0.02	-0.31	-0.23	0.26	0.87
W13	**0.73**	0.42	-0.14	0.03	-0.10	0.03	-0.17	0.37	-0.12	0.25	0.03	0.89
W14	**0.59**	-0.23	-0.08	-0.15	**0.53**	0.04	0.43	0.26	0.20	-0.15	-0.39	0.85
W15	**0.71**	0.26	0.01	-0.10	0.0	0.27	-0.05	0.44	0.08	0.35	-0.19	0.78
W16	0.47	0.32	-0.30	-0.21	0.28	0.09	-0.13	0.10	0.12	-0.09	-0.35	0.80
W17	**0.72**	-0.02	-0.24	-0.34	-0.08	0.06	0.14	0.19	0.49	0.10	-0.01	0.88
W18	**0.84**	0.27	0.11	-0.05	-0.04	-0.03	0.04	**0.59**	0.07	0.17	0.08	0.86
W19	0.43	0.32	-0.33	**0.54**	-0.08	0.36	-0.05	0.05	-0.41	0.28	0.01	0.89
H20	**0.79**	0.11	0.09	-0.11	-0.08	0.32	0.14	0.46	0.18	0.45	-0.08	0.85
L21	**0.94**	-0.11	0.11	0.05	-0.07	0.02	0.43	0.42	0.07	0.27	0.03	0.93
L23	**0.90**	-0.29	0.05	0.11	-0.04	-0.01	**0.58**	0.32	0.05	0.19	0.07	0.93
L24	**0.60**	-0.49	-0.24	-0.07	-0.19	-0.07	**0.50**	-0.15	0.25	0.06	0.10	0.81
H25	**0.76**	0.17	0.28	-0.08	-0.31	0.02	0.07	**0.55**	0.10	0.29	0.20	0.78
H26	**0.79**	0.24	0.22	0.03	-0.20	-0.09	0.11	**0.57**	0.01	0.12	0.26	0.87
H27	**0.83**	0.01	0.23	0.15	-0.20	-0.13	0.31	**0.53**	0.01	0.11	0.26	0.86

Примечание: Жирным шрифтом выделены значения $r_s \geq 0.5$, подчеркнуты значения $0.4 \leq r_s < 0.5$; r^2 – коэффициент детерминации в модели линейной регрессии.

Note: Bold type – $r_s \geq 0.5$, underline – $0.4 \leq r_s < 0.5$; r^2 – of coefficient determination for linear multiple regression model.

значимых отличий, то соответственно они также значимо отличаются от особей с Хоккайдо по пропорциям нижней челюсти (более массивной) и черепа (относительно высокий затылок и широко расставленные скуловые дуги).

Южнокурильские медведи морфологически наиболее близки к генетической группе В. Практически можно обсуждать различие между ними только по длине зубного ряда P4-M2, который у южнокурильские медведей достигает максимального значения по сравнению с медведями Хоккайдо. Описанные выше отношения приведены на Рис. 6.

На статистически значимом уровне дифференциация между группами С и В (Рис. 6 и 7) выявлена по кондилобазальной и основной длине черепа (L2, L3), ширине мозговой коробки (W11), ширине черепа в затылочных мыщелках (W14) и высоте передней части нижнечелюстной кости (H27). Группа А, распространенная между группами С и В, отличается от С по межглазничной ширине (W13), мастоидной ширине (W15) и высоте нижней челюсти (H25), а от В – по промерам W11 и W14.

Качественная характеристика изменчивости отдельных промеров у исследованных подвидов

Таблица 2. Коэффициенты корреляции Спирмена между ОМШ (K1 – K5), описывающими “пропорции черепа” и индексами (L1) для объединённой выборки подвидов *U. a. yesoensis* и *U. a. beringianus.*

Table 2. Rank Spearman coefficients for MDS axes (K1 – K5) which are reproducing “shape variability” and indexes (/L1) for the joint sample of *U. a. yesoensis* and *U. a. beringianus.*

Индекс (index)	K1	K2	K3	K4	K5	r^2
L2	0.20	-0.03	0.18	-0.30	0.03	0.16
L3	0.19	0.0	0.11	-0.23	0.04	0.11
L4	-0.37	0.10	0.13	0.08	-0.05	0.17
L5	0.29	-0.33	**-0.54**	-0.11	-0.01	0.44
L6	0.34	-0.11	<u>-0.44</u>	0.01	-0.03	0.33
L7	0.33	0.09	-0.23	-0.20	0.03	0.22
L8	0.12	-0.37	0.07	-0.17	0.32	0.24
L9	-0.07	**-0.67**	0.34	-0.07	0.25	0.66
W10	**-0.56**	0.39	0.20	0.09	0.07	0.52
W11	<u>-0.41</u>	-0.06	0.0	**-0.60**	0.19	0.57
W12	-0.50	-0.34	-0.27	**-0.51**	0.30	0.77
W13	**-0.54**	0.19	-0.15	0.08	0.08	0.34
W14	-0.04	-0.19	0.18	<u>-0.47</u>	-0.32	0.44
W15	<u>-0.47</u>	0.21	0.04	0.23	-0.18	0.37
W16	**-0.51**	-0.29	0.12	-0.36	-0.23	0.58
W17	-0.28	-0.20	**0.62**	-0.26	0.09	0.53
W18	<u>-0.44</u>	<u>0.42</u>	0.13	-0.17	0.17	0.39
W19	-0.39	-0.34	<u>-0.48</u>	0.09	0.03	0.47
H20	-0.30	0.27	0.21	0.37	-0.10	0.36
L21	0.0	0.03	0.07	-0.10	0.28	0.04
L23	0.16	-0.20	0.0	-0.19	0.26	0.17
L24	-0.02	**-0.63**	0.18	-0.27	0.20	0.53
H25	<u>-0.44</u>	0.29	0.12	0.03	0.27	0.31
H26	-0.23	<u>0.43</u>	-0.05	-0.14	<u>0.42</u>	0.45
H27	0.01	0.37	0.0	-0.21	<u>0.47</u>	0.40

Примечание: Жирным шрифтом выделены значения $r_s \geq 0.5$, подчеркнуты значения $0.4 \leq r_s < 0.5$; r^2 – коэффициент детерминации в модели линейной регрессии.

Note: Bold type – $r_s \geq 0.5$, underline – $0.4 \leq r_s < 0.5$; r^2 – of coefficient determination for linear multiple regression model.

медведей представлена в Табл. 8. Анализ результатов позволяет сгруппировать промеры, с одной стороны, по степени их “участия” в морфологической дифференциации, а с другой, – по особенностям изменчивости, выявленной в рамках многомерного анализа.

В первую группу входят промеры (L1, L3, L4, L8, L21, L23, W18), не имеющие значения для морфологической дифференциации и воспроизводимые в основном (или исключительно) одной компонентой изменчивости.

Вторая группа отличается от первой тем, что изменчивость входящих в неё промеров часто включает более чем одну компоненту. Наиболее ярким примером этой группы является ширина глазницы (W19). Также к этой группе можно отнести промеры L5, L6, L7, L9, L24.

В третью группу входят промеры (L2, W13, W14, W16, W17, H20, H25, H26, H27), в которых выявляется морфологическая дифференциация, а изменчивость в основном скоррелирована с изменчивостью общих размеров черепа, описываемых первой осью МШ.

Промеры (W10, W11, W12, W15), по которым наблюдается дифференциация и имеющие одну или более компонент изменчивости, не зависимых

Таблица 3. Оценка вклада "географического фактора" в значения ОМШ для подвидов *yesoensis* и *beringianus* по тесту Краскела-Уоллиса (H) и результатам дисперсионного анализа (F-критерий, p –значимость, % – доля объясненной дисперсии).

Table 3. Contribution of the "geographical factor" in MDS values for subspecies *U. a. yesoensis* and *U. a. beringianus* by Kraskel-Wallis criterion (H) and analysis of variance (F-criterion, p – statistical significance, % – percentage of the explained variance).

Ось МШ (MDS axis)	Тест Краскела-Уоллиса (Kraskel-Wallis criterion) "географический фактор"* ("geographical factor")		Дисперсионный анализ (Analysis of variance)		
	H	p	F	p	%
E1	29.9	<0.00001	15.7	<0.00001	37
E2	8.4	0.04	3.5	0.02	12
E3	4.6	0.20	1.9	0.13	7
E4	8.8	0.04	4.0	0.01	13
E5	4.3	0.23	1.7	0.17	6
E6	2.5	0.46	1.1	0.34	4
K1	19.2	0.002	8.0	0.00009	23
K2	3.3	0.30	1.0	0.40	4
K3	14.4	0.002	5.8	0.001	18
K4	2.4	0.48	0.7	0.57	2
K5	6.3	0.09	2.4	0.08	8

* Принадлежность индивидуумов к географическим выборкам "Приморье и Шантарские о-ва", "Сахалин", "Хоккайдо", "Ю. Курилы".

* Membership of individuals in geographical samples: "Primorye & Shantar Is.", "Hokkaido" and "S. Kurils".

Таблица 4. Сравнение результатов классификаций с разбиением (априори) выборки на *U. a. yesoensis* и *U. a. beringianus*.

Table 4. Comparison of the results of different classifications and the partitioning (a priori) of the sample into the subspecies *U. a. yesoensis* и *U. a. beringianus*.

Классификация (Method of classification)	Кластер (Cluster)	*U. a. beringianus*, %	*U. a. yesoensis*, %	χ^2	*p*
UPGMA	1	77.8	22.2	6.7	0.009
	2	33.3	66.7		
k-средних (k-means)	1	65.5	34.5	14.1	0.0002
	2	23.6	76.4		
Метод размытых множеств (fuzzy classification)	1	66.7	33.3	25.2	<0.00001
	2	13.3	86.7		
Дихотомическая классификация (dichotomy)	1	66.7	33.3	13.7	0.0002
	2	24.6	75.4		
Аддитивная классификация (additive tree)	1	78.1	21.9	35.1	<0.00001

от общих размеров черепа, образуют четвертую группу.

На основе полученных данных мы попытались реконструировать основные "паттерны" изменчивости черепа бурого медведя (Рис. 8). Как следует из рисунка, "паттерны" 3 и 4, соответствующие третьей и четвертой группам промеров, охватывают церебральную часть и основание черепа. При этом четвертый "паттерн" связан с не зависимой от общих размеров черепа изменчивостью ширины церебрального отдела, включая скуловые отростки. Изменчивость передней части мозгового отдела и основания черепа ("паттерны" 1 и 3) более определенно скоррелирована с общими

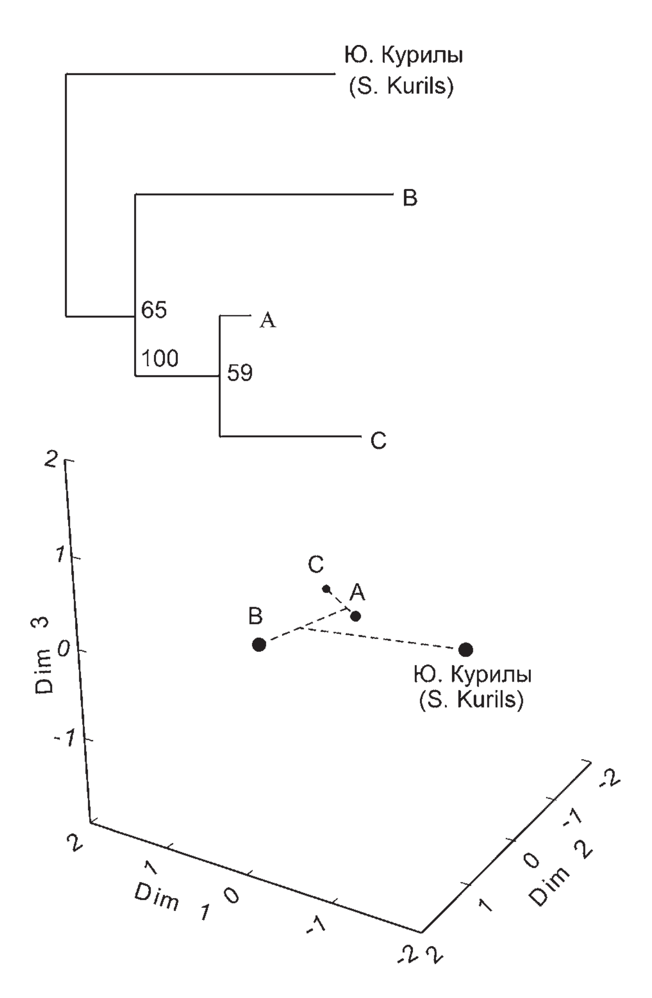
Таблица 5. Оценка вклада "географического фактора" в значения ОМШ по тесту Краскела-Уоллиса (H) и результатам дисперсионного анализа в выборке медведей Хоккайдо и Ю. Курил (F-критерий, p –значимость, % – доля объясненной дисперсии).

Table 5. Contribution of the "geographical factor" in MDS for bears from Hokkaido and S. Kurils by Kraskel-Wallis criterion (H) and analysis of variance (F-criterion, p – statistical significance, % – percentage of the explained variance).

Ось МШ (MDS axis)	Тест Краскела-Уоллиса (Kraskel-Wallis criterion) "географический фактор"* ("geographical factor")		Дисперсионный анализ (Analysis of variance)		
	H	p	F	p	%
E1	4.5	0.21	1.5	0.24	8
E2	3.9	0.27	1.3	0.27	8
E3	6.5	0.09	2.4	0.08	13
K1	4.9	0.17	1.9	0.14	11
K2	11.1	0.01	4.0	0.01	20
K3	6.4	0.09	2.4	0.08	13
K4	7.8	0.05	3.1	0.04	16

* Принадлежность индивидуумов к географическим выборкам: A, B, C с Хоккайдо и Ю. Курил.

* Membership of individuals in geographical samples: A, B, C from Hokkaido and S. Kurils.



размерами черепа. Изменчивость зубных и, возможно, носовых костей формирует относительно самостоятельный "паттерн", в котором присутствуют компоненты изменчивости, не связанные с общими размерами черепа. Первый "паттерн" связан с изменчивостью общих размеров, прежде всего длины черепа и нижнечелюстной кости. В наиболее явном виде он проявляется в изменчивости длины межчелюстной кости и зубных рядов, но также его влияние охватывает мозговой отдел черепа ("паттерны" 1 и 4) и челюстную кость ("паттерн" 2).

Внутриподвидовая дифференциация медведей Хоккайдо и Южных Курил обусловлена преимущественно изменчивостью промеров третьей (L2, W13, W14, W17, H20, H25, H26, H27) и четвертой (W10, W11, W15) групп.

Морфологическое разнообразие. Рост разнообразия (*H*) с увеличением уровня дихотомической

Рис. 5. Аддитивная дендрограмма и положение центроидов выборок с Хоккайдо и Ю. Курил в трехмерном пространстве осей МШ. A, B, C – географические выборки с Хоккайдо, ассоциируемые с группами разных наборов гаплотипов. Цифры в узлах ветвления – "бутстреп-поддержка" (%).

Fig. 5. Additive tree for Hokkaido and S. Kuril bears and the location of sample centroids in the three-dimension space of MDS axes.A, B, C – geographical groupings on Hokkaido which are referred to different haplotypes. Numbers near the nodes – bootstrap supports (%).

Таблица 6. Сравнение бурых медведей Сахалина с территориальными группировками Хоккайдо (A, B, C) по критерию Краскела-Уоллеса (H) и его статистическая значимость (p).

Table 6. Comparison of brown bears from Sakhalin with the territorial groupings of Hokkaido (A, B, C) by Kruskal-Wallis criterion (H) and its statistical significance (p).

Промер (Measurement)	A				B				C			
	Абсолютные значения (Absolute values)		Индексы (Indexes)		Абсолютные значения (Absolute values)		Индексы (Indexes)		Абсолютные значения (Absolute values)		Индексы (Indexes)	
	H	p	H	p	H	p	H	p	H	p	H	p
L1	4.7	0.03			4.8	0.02			14.1	0.0002		
L2	8.5	0.004	0.30	0.58	**4.8**	0.02	0.01	0.89	18.4	<0.00001	1.6	0.21
L3	8.3	0.004	0.24	0.62	**4.8**	0.02	0.34	0.55	16.7	<0.00001	0.53	0.47
L4	1.8	0.17	2.9	0.09	1.9	0.16	3.9	0.05	5.8	0.02	3.9	0.05
L5	2.6	0.10	0.07	0.79	3.1	0.08	0.01	0.89	8.2	0.004	0.45	0.50
L6	3.8	0.05	0.0	1.0	2.5	0.11	0.63	0.43	10.4	0.003	1.0	0.31
L7	5.7	0.02	0.02	0.88	**3.7**	0.05	1.0	0.32	12.5	0.0004	0.03	0.87
L8	6.8	0.009	0.04	0.84	**5.6**	0.02	0.63	0.43	11.8	0.0006	0.09	0.76
L9	4.7	0.02	0.24	0.62	**8.4**	0.004	0.11	0.74	9.9	0.002	0.0	1.0
W10	0.58	0.44	1.3	0.26	0.49	0.48	1.8	0.17	6.6	0.009	0.02	0.89
W11	6.3	0.01	3.7	0.05	0.03	0.86	2.6	0.11	9.2	0.002	2.04	0.15
W12	0.0	1.0	8.9	0.003	1.3	0.26	8.1	0.004	2.3	0.13	10.7	0.001
W13	2.9	0.09	0.02	0.88	0.02	0.89	1.8	0.17	0.88	0.35	0.43	0.51
W14	1.6	0.21	2.7	0.09	0.03	0.86	0.63	0.43	3.8	0.05	1.7	0.19
W15	0.0	1.0	0.02	0.88	0.76	0.38	0.63	0.43	4.8	0.03	0.18	0.67
W16	1.3	0.26	2.4	0.12	0.32	0.57	6.2	0.01	1.2	0.28	1.9	0.17
W17	8.9	0.003	1.6	0.21	3.4	0.07	0.14	0.70	17.3	<0.00001	0.62	0.43
W18	1.8	0.17	0.0	1.0	0.02	0.90	2.3	0.13	5.5	0.02	0.13	0.72
W19	0.52	0.47	5.2	0.02	0.07	0.79	3.9	0.05	1.0	0.31	8.8	0.003
H20	2.4	0.12	0.71	0.40	1.5	0.22	0.81	0.36	11.9	0.0006	0.53	0.47
L21	8.5	0.004	0.81	0.37	2.9	0.09	1.5	0.23	13.1	0.0002	0.15	0.69
L23	9.9	0.002	0.14	0.71	**6.3**	0.01	2.6	0.11	16.1	0.0001	0.49	0.48
L24	10.3	0.001	0.04	0.84	**8.4**	0.004	0.11	0.74	12.9	0.0003	0.15	0.69
H25	0.85	0.35	0.44	0.51	1.3	0.25	2.8	0.09	7.2	0.008	0.28	0.59
H26	1.7	0.19	0.52	0.47	0.38	0.54	0.35	0.56	9.2	0.003	0.01	0.91
H27	1.8	0.17	0.1	0.75	0.62	0.43	0.0	1.0	6.8	0.009	0.18	0.67

Примечание: Выделены статистически значимые значения критерия.

Note: Bold type – statistically significant values of Kruskal-Wallis criterion.

классификации выборки *U. a. yesoensis* описывается уравнением $H = 0.906(\pm0.0079)L$ ($r^2 = 0.99$). Аналогичное уравнение для *U. a. beringianus* – $H = 0.945(\pm0.01)L$ ($r^2 = 0.99$). По сравнению с медведями Сахалина подвид *yesoensis* характеризуется низкой величиной информационной размерности и, следовательно, разнообразием черепа. Влияние на разнообразие выборки *yesoensis* экземпляров с Южных Курил можно оценить косвенно, исключив последние из анализа. При этом информационная размерность снижается до 0.884. Следовательно, изменчивость южнокурильских медведей имеет свои специфические особенности, не сводимые к изменчивости медведей Хоккайдо.

Результаты теста по остальным подвидам приведены в Табл. 9. В целом величина информационной размерности для черепа бурого медведя (0.95 бит; Табл. 9) близка к максимально возможной (1 бит), что указывает на относительно низкий уровень ограничений изменчивости и высокую морфологическую пластичность. Минимальные величины информационной размерности опреде-

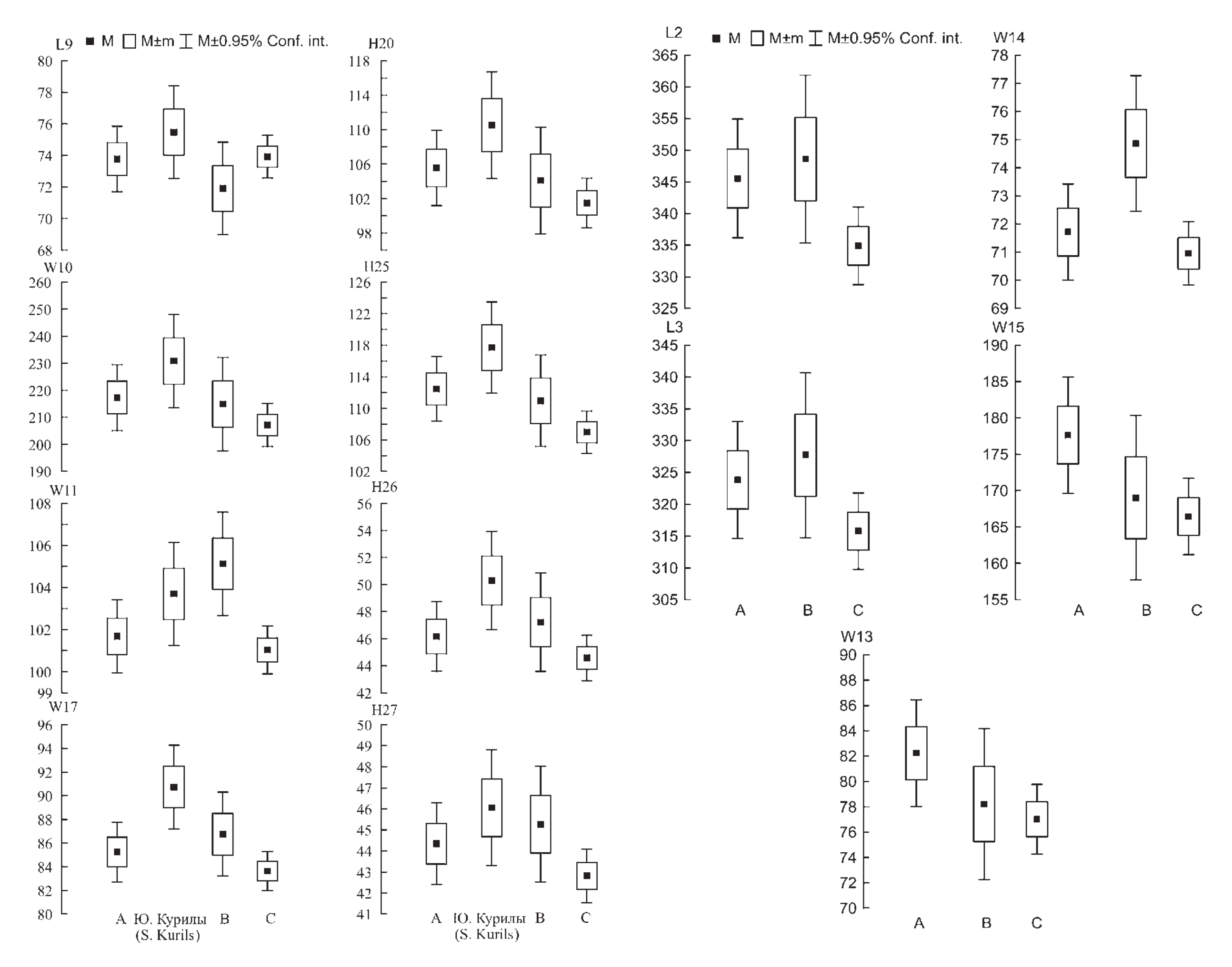


Рис. 6. Дифференциация географических группировок медведей Южных Курил и медведей Хоккайдо (A, B, C).

Fig. 6. Differentiation of geographical groupings of bears from S. Kurils and Hokkaido (A, B, C).

Рис. 7. Дифференциация географических группировок медведей Хоккайдо (A, B, C).

Fig. 7. Differentiation of geographical groupings of bears from Hokkaido (A, B, C).

лены для *U. a. yesoensis* и его географических групп.

Расчет моделей ранговых распределений для четвертого уровня дихотомической классификации (максимально 16 классов) показал, что для *U. a. yesoensis* наиболее оптимальным является распределение Гиббса, а для *U. a. beringianus* – распределение Ципфа (Рис. 9; Табл. 9). Во всех случаях ЭКЛ близка к 0, что указывает на адекватность моделей. При исключении особей с Южных Курил изменяется тип распределения у *yesoensis*, что является дополнительным свидетельством их своеобразия. Распределение классов для южной генетико-географической группы C с Хоккайдо соответствует распределению Ципфа так же, как и для всей островной выборки.

В Табл. 10 приведены показатели разнообразия, оцененные на основе отдельных осей ОМШ. Для оценки изменения показателей введены условные "иерархические" уровни (L) от 1 (вся выборка) до 5 (популяции или группы популяций внутри подвидов). Выявлена тенденция к отрицательной корреляции между L и размерностью моделей МШ (d). Размерность моделей МШ изменчивости пропорций черепа не демонстрирует подобной зависимости.

Мера организованности разнообразия (O) заметно снижается от "иерархического" уровня 1 к

Таблица 7. Сравнение группировок бурого медведя Хоккайдо (А, В, С) и Ю. Курил по критерию Краскела-Уоллеса (Н).

Table 7. Comparison of brown bear from Hokkaido (groups A, B, C) and S. Kurils by Kruskal-Wallis criterion (H).

Промер (Measurement)	Ю. Курилы (S. Kurils)			A–B	B–C	A–C
	A	B	C			
	H, p	H, p	H, p	H, p	H, p	H, p
L1	0.50, 0.81	0.23, 0.63	0.49, 0.48	0.17, 0.67	0.20, 0.65	1.9, 0.16
L2	0.0, 1.0	0.41, 0.52	1.9, 0.17	0.0, 1.0	**4.9, 0.03**	**3.7, 0.05**
L3	0.0, 1.0	0.52, 0.47	0.59, 0.44	0.1, 0.79	**4.3, 0.04**	2.4, 0.12
L4	0.87, 0.35	0.92, 0.34	1.7, 0.19	0.08, 0.78	0.0, 1.0	0.06, 0.80
L5	1.3, 0.26	0.92, 0.34	1.1, 0.29	0.04, 0.85	0.09, 0.77	0.98, 0.32
L6	1.2, 0.28	0.64, 0.42	0.25, 0.62	0.02, 0.88	0.40, 0.53	0.84, 0.36
L7	0.56, 0.45	0.41, 0.52	0.0, 1.0	0.04, 0.85	1.96, 0.16	1.2, 0.27
L8	0.14, 0.71	0.0, 1.0	0.03, 0.87	0.27, 0.61	0.06, 0.80	0.48, 0.49
L9	1.1, 0.30	**5.0, 0.03**	1.9, 0.16	0.71, 0.39	1.3, 0.25	0.09, 0.76
W10	0.71, 0.39	0.64, 0.42	**5.1, 0.02**	1.5, 0.22	0.46, 0.49	2.4, 0.12
W11	1.1, 0.30	1.9, 0.17	**3.9, 0.04**	**6.9, 0.009**	**8.1, 0.004**	1.6, 0.21
W12	0.87, 0.35	0.1, 0.75	0.99, 0.32	0.22, 0.64	2.8, 0.09	0.06, 0.80
W13	0.04, 0.85	0.23, 0.63	2.4, 0.12	0.71, 0.39	0.16, 0.68	**4.1, 0.04**
W14	0.47, 0.51	2.6, 0.11	1.3, 0.26	**3.6, 0.05**	**6.3, 0.01**	0.48, 0.48
W15	0.71, 0.39	0.03, 0.87	0.35, 0.56	0.71, 0.39	0.10, 0.75	**5.2, 0.02**
W16	0.04, 0.85	0.10, 0.75	1.5, 0.22	0.22, 0.64	0.94, 0.33	2.4, 0.12
W17	4.1, 0.04	2.6, 0.11	9.3, 0.002	0.14, 0.71	2.2, 0.14	1.5, 0.22
W18	0.71, 0.40	0.03, 0.87	2.9, 0.09	0.49, 0.48	2.9, 0.09	1.6, 0.21
W19	0.22, 0.63	2.6, 0.11	0.29, 0.59	1.4, 0.24	0.66, 0.42	0.04, 0.86
H20	1.7, 0.19	0.52, 0. 47	**6.4, 0.01**	0.07, 0.78	0.66, 0.42	3.5, 0.06
L21	0.08, 0.78	0.03, 0.87	0.82, 0.37	0.02, 0.88	0.74, 0.39	2.3, 0.13
L23	1.4, 0.24	1.3, 0.26	0.0, 1.0	0.08, 0.78	0.52, 0.47	1.8, 0.18
L24	0.22, 0.64	0.64, 0.42	0.46, 0.49	0.08, 0.78	0.07, 0.79	0.0, 1.0
H25	1.9, 0.16	1.6, 0.20	**9.7, 0.002**	0.08, 0.78	0.98, 0.32	**4.9, 0.03**
H26	3.7, 0.05	0.64, 0.42	**8.6, 0.003**	0.11, 0.74	1.4, 0.24	0.29, 0.08
H27	0.32, 0.57	0.03, 0.87	**5.5, 0.02**	0.02, 0.88	**4.5, 0.03**	1.5, 0.23

Примечание: Выделены статистически значимые значения критерия.

Note: bold type – Statistically significant values of Kruskal-Wallis criterion.

уровню 4 (Рис. 10а), что связано с уменьшением масштаба морфологической дифференциации на нижних уровнях “иерархии”. В случае размерной изменчивости ранговый коэффициент корреляции Спирмена между L и O равен -0.71 ($p = 0.02$), для изменчивости пропорций черепа – -0.73 ($p = 0.01$).

Меры организованности изменчивости размеров и пропорций положительно коррелируют друг с другом ($r_s = 0.91$, $p<0.001$), что связано с преобладанием аллометрической составляющей в изменчивости черепа. Количественный уровень разнообразия пропорций (формы) всегда выше разнообразия размеров черепа.

Иллюстрация изменения формы распределений значений осей МШ на разных уровнях исследования объекта представлена на Рис. 10B,C. Форма распределения определяет величины энтропии и меры организованности. На нижних уровнях “иерархии” энтропия растет, а мера организованности снижается. Это отражает общие закономерности организации структуры разнообразия, воспроизводимые в рамках многомерного анализа. Для совокупной выборки ОМШ описывают в первую очередь основные “правила” изменчивости, выраженные в дифференциации внутривидовых рас бурого медведя. На этом фоне

Таблица 8. Характеристика участия промеров в дифференциации на основе попарных сравнений по критерию Краскела-Уоллиса (p<0.05) и число случаев обнаружения более одной компоненты их изменчивости*.

Table 8. Participation of measurements in morphological differentiation on the basis of paired comparisons by criterion Kruskal-Wallis (p<0.05) and number of cases with more than one component of variability*.

Промер (Measurement)	CV, %	Подвиды (Between subspecies)	Внутри подвидов (In the subspecies)		Итого (Total)	Итого, % (Total,%)	Число компонент изменчивости >1 (Number of independent components of variability>1)		
			U. a. yesoensis	*U. a. beringianus*					
		max 10	max 6	max 1	max 17		E	K	Итого (Total)
L1	7.4	6	0	0	6	35.3	0	0	0
L2	6.8	6	2	0	8	35.3	0	2	2
L3	6.9	6	1	0	7	35.3	0	2	2
L4	8.1	6	0	0	6	35.3	0	0	0
L5	8.0	7	0	0	7	41.2	2	2	4
L6	8.5	7	0	0	7	41.2	2	2	4
L7	6.9	6	0	0	6	35.3	3	1	4
L8	5.8	6	0	0	6	35.3	0	1	1
L9	5.5	6	1	0	7	35.3	3	3	6
W10	10.6	7	1	0	8	41.2	4	1	5
W11	5.7	7	3	0	10	41.2	3	1	4
W12	7.2	7	0	1	8	41.2	6	1	7
W13	11.6	7	1	0	8	41.2	3	0	3
W14	7.3	7	2	0	9	41.2	2	0	2
W15	11.1	7	1	0	8	41.2	2	2	4
W16	8.2	7	0	1	8	41.2	3	0	3
W17	7.5	9	1	0	10	52.9	0	1	1
W18	9.1	7	0	0	7	41.2	0	0	0
W19	8.2	4	0	0	4	23.5	7	1	8
H20	9.6	7	1	0	8	41.2	0	0	0
L21	6.9	6	0	0	6	35.3	0	1	1
L23	5.8	6	0	0	6	35.3	0	1	1
L24	6.2	6	0	0	6	35.3	4	1	5
H25	8.5	7	2	0	9	41.2	2	1	3
H26	11.1	7	2	0	9	41.2	0	1	1
H27	10.0	9	2	0	11	52.9	0	0	0
Итого (Total)		173	20	2	195				
Итого, в % от максимума (Total, % from max)		66.5	14.1	7.7	44.1				

* Рассмотрены семь моделей МШ для выборок: пять подвидов вместе (*U. a. arctos, U. a. collaris, U. a. beringianus, U. a. piscator, U. a. yesoensis*); каждый подвид отдельно; *U. a. beringianus* (без Сахалина); *U. a. yesoensis* (без Ю. Курил).
Обозначения: max – число попарных сравнений подвидов или внутриподвидовых форм; E – компоненты изменчивости размеров черепа, K – компоненты изменчивости пропорций черепа. Коэффициент вариации (CV) отражает степень варьирования признака для совокупной выборки подвидов.

* Seven MDS models were tested: five subspecies (*U. a. arctos, U. a. collaris, U. a. beringianus, U. a. piscator, U. a. yesoensis*); each subspecies separately; *U. a. beringianus* (without Sakhalin); *U. a. yesoensis* (without S. Kurils).
Designations: max – number of paired comparisons of subspecies or the forms inside subspecies; E – components of size variability, K – components of shape variability. Coefficient of variation (CV) reflects the degree of variability in the joint sample of subspecies.

Таблица 9. Информационная размерность и тип рангового распределения для результатов дихотомической классификации выборок медведей (уровни классификации – L = 1, 2, 3, 4, максимально возможное число классов – 2^4).

Таблица 9. Information dimension and type of the rank distributions for results of dichotomizing classifications (level of classification – L = 1, 2, 3, 4, the greatest possible number of classes – 2^4).

Выборка (Sample)	Информационная размерность (A, бит), в уравнении H = AL (Information dimension (A, bit) in the equation H = AL)	Тип рангового распределения при L = 4 (Type of rank distribution when L = 4)	Коэффициент детерминации модели рангового распределения, % (Coefficient of determination for model of rank distribution, %)	ЭКЛ, R|Rmod (KLE, R|Rmod)	Параметры распределения (Distribution parameters)	
					α	λ
U. a. yesoensis (без Ю. Курил) (*U. a. yesoensis* (without S. Kurils)	0.884±0.02	Ципфа (Zipf)	97.6	≈0.000	0.242± 0.008	0.821±0.035
U .a. yesoensis группа С (*U .a. yesoensis,* group C)	0.895±0.01	Ципфа (Zipf)	89.2	0.011	0.177± 0.012	0.525±0.053
U. a. yesoensis	0.906±0.008	Гиббса (Gibbs)	96.7	≈0.000	0.168± 0.007	0.136±0.008
U. a. beringianus	0.945±0.010	Ципфа (Zipf)	86.1	0.049	0.170±0.013	0.589±0.056
U.a. piscator	0.946±0.007	Ципфа (Zipf)	92.1	0.006	0.165±0.009	0.555±0.041
U. a. arctos	0.915±0.010	Гиббса (Gibbs)	93.9	0.002	0.176±0.010	0.145±0.012
U. a. collaris	0.943±0.005	Гиббса (Gibbs)	71.4	0.021	0.112±0.009	0.064±0.012
Вся выборка (Joint sample)	0.950±0.004	Гиббса (Gibbs)	96.3	0.007	0.134±0.004	0.102±0.006

специфические особенности изменчивости внутри конкретных групп остаются скрыты. Для подвидов и форм “правила”, описанные для вида, остаются прежними, но выступают в качестве постоянного фона, на котором выявляются специфические для той или иной расы ограничения изменчивости. Естественно, что обычно они менее жесткие, чем основные “правила”, поэтому оценка энтропии (разнообразия) на нижних уровнях, как правило, выше. Таким образом, корректное сравнение разнообразия возможно только в пределах одного и того же уровня. В рассматриваемом случае минимальные значения мер организованности разнообразия получены для подвидов *U. a. beringianus* и *U. a. collaris*, а максимальные – для *U. a. yesoensis* и *U. a. arctos*. Этот результат соответствует различиям между подвидами по величине информационной размерности. На данном фоне аномально высокое значение показателя демонстрирует группа С с Хоккайдо, что указывает на значимые ограничения морфологического разнообразия. Для *U. a. arctos* высокое ограничение разнообразия может быть обусловлено неоднородностью выборки, включающей еще не выявленные географические расы в северной Евразии.

ЭКЛ относительно равномерного распределения (Jr, Табл. 10) положительно коррелирует (r_s = 0.86) с мерой организованности размерной изменчивости. Высокие значения меры организованности соответствуют более острой форме распределения значений осей МШ (Рис. 10). По той же причине наблюдается отрицательная

Таблица 10. Информационные переменные морфологического разнообразия черепа медведя (*U. arctos*) оцененные по осям МШ.

Table 10. Information variables of skull variability in brown bear (*U. arctos*) estimated by the MDS axes.

Выборка (Sample)	N	L	Изменчивость размеров (Size variability)				Изменчивость пропорций (Shape variability)			
			d	O	Jn	Jr	d	O	Jn	Jr
Вся выборка (Joint sample)	245	1	6	0.27±0.003	0.03	0.49	5	0.16±0.002	0.13	0.13
U. a. arctos, U. a. collaris	102	2	7	0.23±0.004	0.04	0.38	4	0.13±0.005	0.07	0.14
U. a. piscator, U. a. beringianus	85	2	4	0.23±0.007	0.04	0.28	4	0.15±0.006	0.11	0.20
U. a. arctos	75	3	7	0.23±0.006	0.04	0.36	4	0.13±0.006	0.07	0.12
U. a. collaris	27	3	4	0.15±0.016	0.12	0.24	3	0.09±0.013	0.13	0.20
U. a. piscator	53	3	4	0.20±0.009	0.05	0.35	4	0.11±0.009	0.09	0.15
U. a. beringianus	32	3	5	0.12±0.010	0.06	0.17	4	0.10±0.010	0.07	0.09
U. a. beringianus, без Сахалина (*U. a. beringianus*, without Sakhalin)	19	4	5	0.14±0.017	0.07	0.18	4	0.10±0.016	0.13	0.16
U. a. yesoensis	52	3	3	0.22±0.010	0.05	0.26	4	0.11±0.008	0.04	0.13
U. a. yesoensis, без Ю.Курил (*U. a. yesoensis*, without S. Kurils)	46	4	2	0.17±0.015	0.03	0.27	4	0.11±0.008	0.07	0.11
U. a. yesoensis, группа С (*U. a. yesoensis*, group C)	24	5	5	0.21±0.015	0.15	0.36	3	0.19±0.019	0.19	0.23

Обозначения: N – объём выборки, L – условный "иерархический уровень", d – число осей МШ, O – мера организованности разнообразия, Jn и Jr – удельная (средняя на ось МШ) относительная энтропия Кульбака-Лейблера для нормального и равномерного распределений.

Designations: N – sample volume; L – conditional "hierarchical level"; d – number of MDS axes; O – measure of variability organization; Jn и Jr – average per MDS axis Kulbak-Leibler relative entropy for normal and rectangular distributions.

корреляция между мерой организованности и ЭКЛ относительно нормального распределения (r_s = -0.58). По абсолютной величине отклонения от нормального распределения осей МШ, описывающих изменчивость размеров, невелики. Следовательно, модель нормального распределения статистически адекватна для всех рассмотренных объектов. ЭКЛ для осей МШ, описывающих пропорции черепа, не коррелирует с мерой организованности. В среднем она выше, чем ЭКЛ для размерной изменчивости. Это связано с тем, что обычно характер распределения первых осей МШ (К1–К3) заметно приближается к форме равномерного распределения, что, в свою очередь, отражает разницу в ограничениях разнообразии черепа по размерам и форме.

ОБСУЖДЕНИЕ

1. В рамках многомерного анализа описана структура изменчивости черепа бурого медведя и проведено сравнение между животными с Хоккайдо и наиболее географически близкими к ним популяциями Сахалина и Приморского края. Сравнение структуры изменчивости подвидов и географических групп выявило как сходство, так и существенные различия на уровне "управления" изменчивостью отдельными признаками и по величине морфометрического разнообразия.

У подвида *U. a. yesoensis* разнообразие в структуре изменчивости размеров черепа обусловлено тем, что высота нижней челюсти позади m1, длина лицевого отдела, скуловая ширина, ширина

костного нёба, ширина височного сужения, межглазничная ширина и наибольший диаметр глазниц контролируются несколькими статистически независимыми факторами. Предположительно к этим факторам можно отнести неидентифицируемый возраст животных, экологические условия и вариации в наследственной информации между разными географическими группами. Варьирование остальных промеров, кроме длины нижнего ряда щечных зубов, в основном скоррелировано с общими размерами черепа. Незначительный объем выборки южнокурильских медведей не позволил построить для них модель МШ. При исключении этой группы из выборки *yesoensis* размерность модели снижается с 3 до 2, причем вторая ось МШ описывает в этом случае только часть изменчивости мастоидной ширины и ширины костного нёба. Следовательно, вклад небольшой выборки южнокурильских медведей в общее разнообразие структуры изменчивости подвида *yesoensis* должен быть признан существенным.

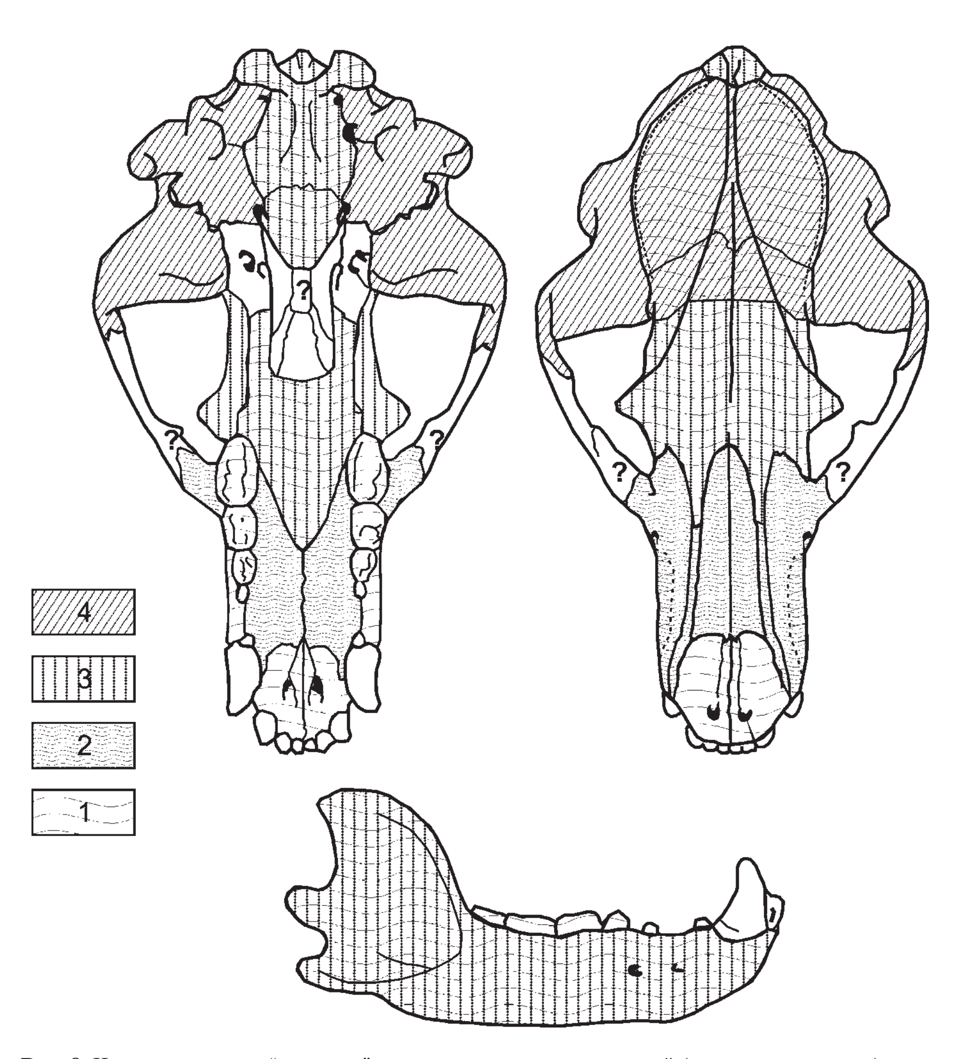


Рис. 8. Четыре основных “паттерна” изменчивости черепа медведей (пояснения в тексте).

Fig. 8. Four basic morphological “patterns” in the bear’s skull variability (see text for explanations).

Специфическая изменчивость размеров южной группы (С) с Хоккайдо (Рис. 1) воспроизводится пятью ОМШ. Высокая размерность обусловлена комплексностью изменчивости: длины лицевого отдела, длины верхнего и нижнего рядов щечных зубов, ширины мозговой коробки, ширины височного сужения, наибольшей ширины костного нёба, наибольшего диаметра глазниц, высотой нижней челюсти позади m1. При этом практически не выражена аллометрическая изменчивость черепа.

Разнообразие структуры изменчивости подвида *U. a. beringianus* заметно выше (d = 5) и связано с девятью промерами: длиной верхнего ряда щечных зубов, скуловой шириной, шириной височного сужения, межглазничной шириной, шириной в затылочных мыщелках, наибольшей шириной костного нёба, высотой затылка, диаметром глазницы и длиной нижнего ряда щечных зубов. Исключение из анализа медведей Сахалина не привело к снижению размерности соответствующей модели МШ. Не выявлено и существенной перестройки структуры изменчивости, что говорит о сильном подобии между континентальными и островными животными. Черепа сахалинских медведей в среднем несколько меньше континен-

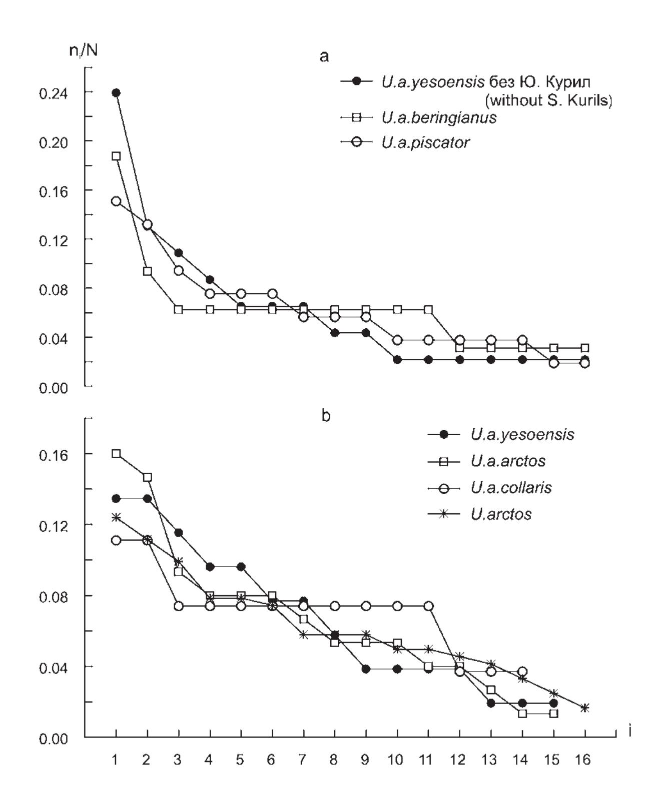


Рис. 9. Ранговые распределения частот ($n_i/N = p_i$) классов, образующихся на четвертом уровне дихотомической классификации выборок подвидов бурого медведя: a – распределения, соответствующие ранговому распределению Ципфа; b – распределения, соответствующие ранговому распределению Гиббса.

Fig. 9. Rank distributions of the frequencies ($n_i/N = p_i$) of the clusters for the four level of dichotomy classification of bear's subspecies: a – distributions described by Zipf rank law, b – distributions described by Gibbs rank law (see text for explanations).

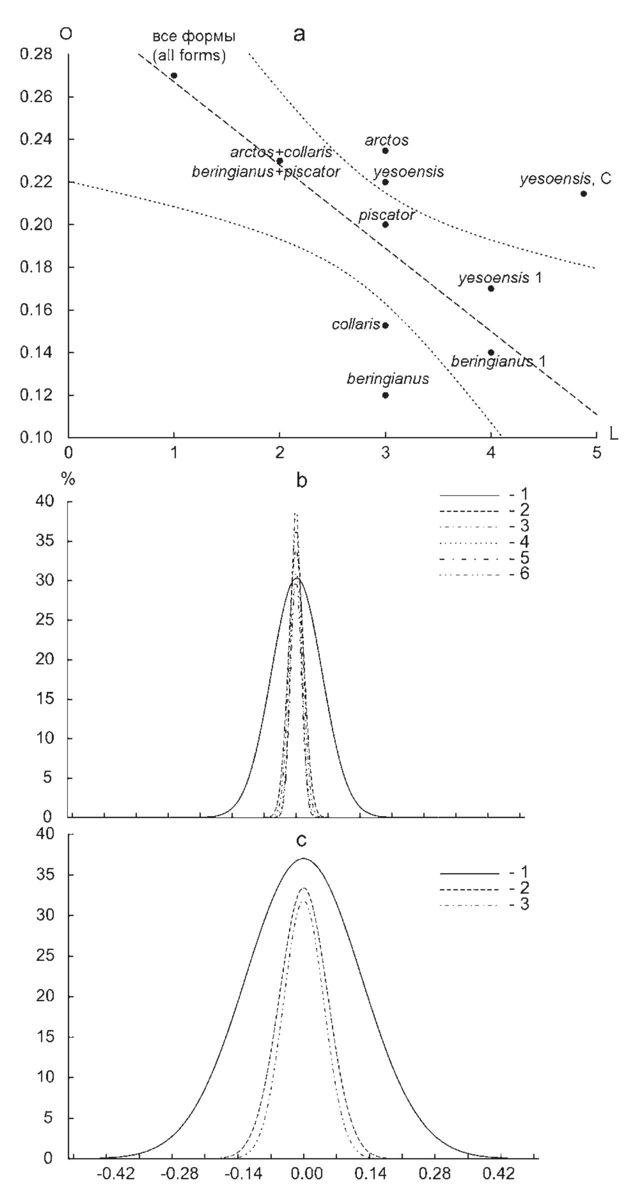


Рис. 10. Изменение меры организованности (O) разнообразия размеров черепа, в зависимости от условного "иерархического уровня" (L) (a) и распределения значений ОМШ при L = 1 (b) и L = 3 (*U. a. yesoensis*) (c): *beringianus 1* – выборка без Сахалина; *yesoensis 1* – выборка без Ю. Курил; *yesoensis*, C – южная группировка C с Хоккайдо; 1–6 – номера осей МШ.

Fig. 10. Change of organisation of skull size variability (O) at different conditional "hierarchical" levels (L) (a) and the peculiarities of MDS distributions at L = 1 (b), L = 3 (*U. a. yesoensis*) (c): *beringianus 1* – sample without Sakhalin I.; *yesoensis 1* – sample without S. Kurils; *yesoensis*, *C* – southern group from Hokkaido; 1–6 – MDS numbers.

тальных. Наиболее значимые отличия касаются сужения черепа в заглазничной области (ширина височного сужения и ширина задненёбной вырезки, межглазничная ширина).

Объем выборки медведей с Сахалина недостаточен для решения вопроса о существовании на острове морфологически и пространственно обособленных группировок (Юдин 1991). Морфологическая классификация нашей выборки не выявила определенного порядка и группировок особей, связанных с географией. Для выяснения структуры организации сахалинской популяции медведей необходимо сочетание морфометрических и молекулярно-генетических методов исследований, базирующихся на дополнительном материале.

2. Классификация особей на основе ОМШ дает удовлетворительное подтверждение дифференциации медведей *U. a. beringianus* Сахалина и Хоккайдо. По размерам черепа все географические группировки *U. a. yesoensis* устойчиво меньше, чем сахалинские *U. a. beringianus.* Наиболее четкая дифференциация между ними отмечена по наибольшей ширине костного нёба и длине нижней челюсти (L21, L23).

Внутри подвида *U .a. yesoensis* подтверждается морфологическая дифференциация между всеми тремя генетическими группами (Baryshnikov et al. 2004). При этом максимальная дистанция определена между восточной (B) и центральной (A) группами. Группа C морфологически примерно равноудалена и от B и от A. Число промеров, по которым обнаружены статистически значимые различия между генетическими формами, невелико. Дифференциация медведей Хоккайдо обусловлена преимущественно изменчивостью промеров ширины церебральной части (включая скуловую ширину) и основания черепа, а также промеров высоты нижней челюсти. В отдельных случаях определенную роль играют длина верхнего ряда щечных зубов (группа B – медведи островов Итуруп и Кунашир) и основная длина черепа (группа B – группа C).

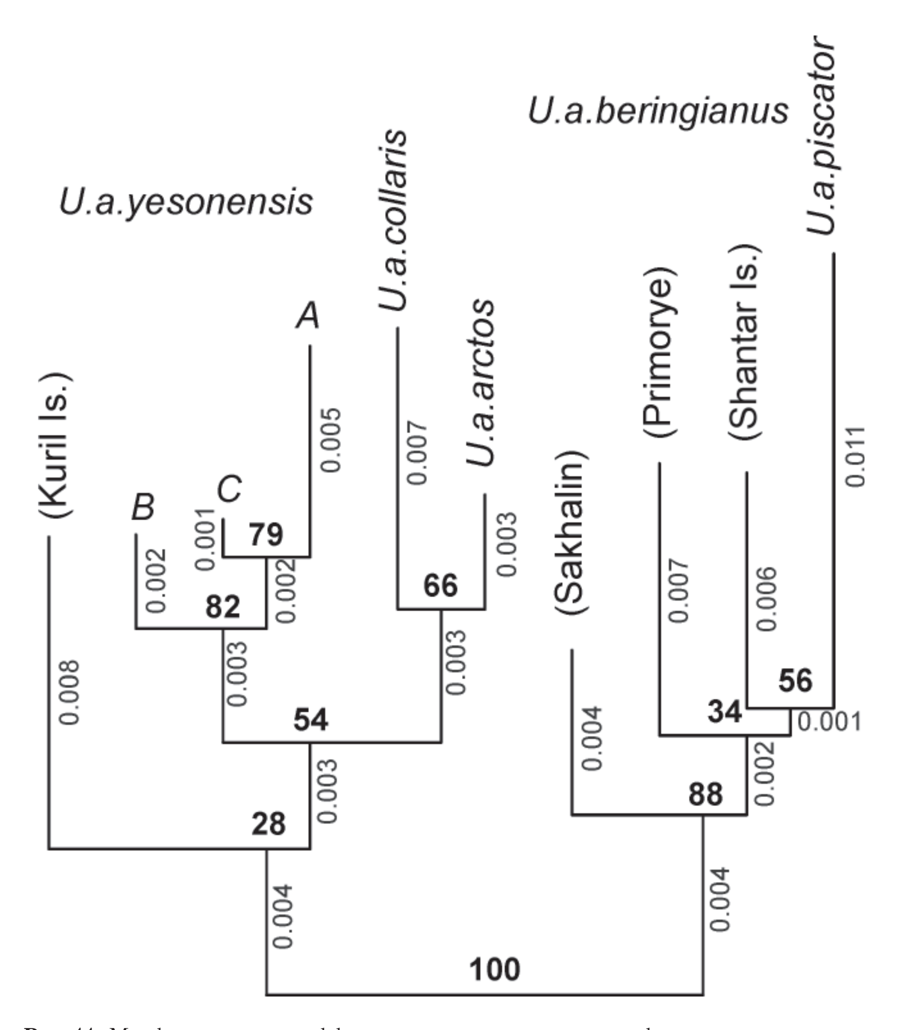


Рис. 11. Морфологическая дифференциация подвидов и географических группировок медведей (аддитивная дендрограмма, построенная на основе средневыборочных значений ОМШ). A, B, C –географические группировки медведей Хоккайдо; цифры около узлов ветвления обозначают уровень “бутстреп-поддержки” ветвления в процентах; цифры около ветвей соответствуют расстоянию между нодами (“морфологическая дистанция”). Для определения дистанции между объектами нужно сложить длины, соединяющих их нодов (например, расстояние между медведями центральной группы Хоккайдо (A) и медведями подвида *U. a. arctos* – 0.016), а между группой A и медведями Сахалина – 0.024.

Fig. 11. Morphological differentiation in the bear’s subspecies and geographical groupings (additive tree based on the MDS means). A, B, C geographical groupings from Hokkaido; numbers near the nodes – bootstrap supports in %; numbers near the branches are equal to the distances between nodes (“morphological distance”). It is necessary to sum the branches’ lengths between any two objects for distance definition between them. For example, the distance between bears from Hokkaido (group A) and subcpecies *U. a. arctos* is 0.016, and between group A and bears from Sakhalin is – 0.024.

Положение *U. a. yesoensis* и его генетико-географических группировок иллюстрирует Рис. 11. На дендрограмме при относительно невысоком уровне “бутстреп-поддержки” выборка медведей Ю. Курил обособлена от всех остальных выборок подвида *U. a. yesoensis.* При этом максимально она дифференцирована от центральной группировки A и в равной мере близка к группам B и C. Более детальное сравнение в рамках одномерного анализа выявило близость южнокурильских медведей к группе B, что соот-

ветствует гипотезе их происхождения от переселенцев из этой части Хоккайдо. На этом фоне медведи Южных Курил демонстрируют специфику, указывающую на процесс дифференциации их от материнской группы B с Хоккайдо. Значимое (на не высоком уровне) различие между группой B и южнокурильскими медведями обнаружены по длине P4-M2, которая достигает у последних максимального значения по сравнению со всеми другими медведями Хоккайдо.

Морфометрические данные не коррелируют с предполагаемыми сроками расселения разных групп бурого медведя на Хоккайдо и определяются, вероятнее всего, спецификой эволюции локальных популяций. С учетом генетических данных, гипотеза о заселении центральной части Хоккайдо (группа A) медведями, близким к сейчас обитающим на Сахалине, выглядит маловероятной. При этом остается вероятен генетический обмен между этими популяциями в позднем плейстоцене, в период существования последнего по времени наземного моста между островами.

3. Анализ морфологической дифференциации и структуры изменчивости у пяти из 21 существующих подвидов бурого медведя (Барышников 2007) позволил выделить четыре группы промеров. Участки черепа, маркерами которых выступают промеры из разных групп, образуют на нём более-менее упорядоченную структуру (Рис. 8). Выявленный паттерн является основой для “прогноза” при исследовании других внутривидовых выделов и формулировании гипотез об управлении онтогенезом и эволюционными преобразованиями черепа.

4. В работе впервые определены количественные характеристики морфологического (морфометрического) разнообразия черепа медведей, которые могут быть использованы для сравнительных исследований.

Средние значения мер организованности изменчивости у бурого медведя – 0.20 (изменчивость размеров) и 0.11 (изменчивость формы). Череп *U. a. yesoensis* отличается низким разнообразием по сравнению с таковым *U. a. beringianus.* Эта оценка подтверждается низкой величиной информационной размерности у *yesoensis.* Нельзя исключать, что в данном случае низкое морфологическое разнообразие связано с низким генетическим разнообразием медведей Хоккайдо (Tsuruga et al. 1994).

Анализ ранговых распределений классов дихотомической классификации выявил различия между географическими расами медведей, которые не зависят от информационной размерности и меры организованности разнообразия. Несмотря на разные показатели морфологического разнообразия, для медведей с Хоккайдо и для подвида *U. a. beringianus* наиболее адекватным было гиперболическое распределение Ципфа. Различия в типе ранговых распределений могут быть связаны с гипотетическими онтогенетическими факторами, которые определяют дефинитивное строение черепа: экологические условия онтогенеза, наследуемые особенности управления онтогенезом, в том числе онтогенезом отдельных частей черепа, и т. п. При прочих равных условиях гиперболическое распределение Ципфа соответствует модели “мягкого” управления онтогенезом, при котором характер влияния основных факторов описывается логарифмической функцией. Экспоненциальное распределение Гиббса предполагает жесткую (линейную) зависимость онтогенеза и дефинитивных признаков от управляющих факторов и, соответственно, относительно низкую устойчивость онтогенеза. Если выборка содержит группы, отличающиеся между собой по структуре изменчивости, то, вероятнее всего, ранговое распределение будет иметь экспоненциальный вид. Так, “добавка” к выборке с Хоккайдо нескольких экземпляров южнокурильских медведей приводит к изменению типа рангового распределения от гиперболического на экспоненциальное. Таким образом, предложенная выше интерпретация относится только к относительно однородным выборкам.

5. В большинстве случаев низкая средняя величина ЭКЛ для осей МШ относительно нормального распределения соответствует гипотезе “эволюционного равновесия”. Эта гипотеза предполагает отсутствие активных эволюционных процессов на внутривидовом уровне. Адекватное описание результатов дихотомической классификации одним из типов ранговых распределений, в сочетании с возможностью устойчивой статистической оценки информационной размерности, также указывают, как минимум, на стационарное эволюционное состояние. Подчеркнем, что система в стадии активизации эволюционного процесса не будет описываться никаким ранговым распределением.

Вместе с тем нельзя исключить, что разные подвиды бурого медведя находятся на разных стадиях дивергенции от общего предка. Направленность эволюции может задаваться переходом от "жесткого" к "мягкому" управлению онтогенезом, т. е. движением в сторону специализации и автономизации онтогенеза. В этой связи отметим, что параметр λ рангового распределения Гиббса в термодинамике обратно пропорционален абсолютной температуре системы (см. Левич 2004, табл. 12). Расчет "температуры" для данных в табл. 12 Левича показывает, что для распределений Гиббса она существенно выше, чем для распределений Ципфа. Это соотношение может быть интерпретировано как отражение процесса "охлаждения" эволюционирующей системы, сопровождающегося сменой типа рангового распределения. Под "охлаждением" мы понимаем достижение относительно высокого уровня специализации, автономизации немногих вариантов онтогенеза, или результат деградации генетического разнообразия после прохождения "бутылочного горла" и т. п.

В рамках рассмотренной выше гипотезы подвиды *U. a. yesoensis, U. a. beringianus* и *U. a. piscator* должны рассматриваться как специализированные, находящиеся на более поздних стадиях дивергенции относительно других подвидов бурого медведя, включенных в наш анализ. Разные генетико-географические группы *U. a. yesoensis* могут находиться в разных фазах процесса специализации. Проверка этой гипотезы требует дополнительного материала по группам A, B и по медведям с Южных Курил.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны И.Я. Павлинову (ЗММУ), Г.А. Воронову (ИМГ), Dr. R. Masuda (HIES), Dr. T. Mano (HIES), Dr. H. Endo (NSM), Dr. M. Murakami (FSCNB) и Dr. P. Jenkins (NHM) за помощь в работе с коллекциями. Особая признательность А.В. Абрамову (ЗИН) и Dr. R. Masuda за организацию визита одного из нас (ГФБ) на Сахалин и в Японию. Мы признательны также двум анонимным рецензентам.

Финансирование исследования было подержано российско-японским грантом РФФИ № 07-04-91202-ЯФ_а и, частично, грантами РФФИ №№ 09-04-00073-а и 09-04-01303-а.

ЛИТЕРАТУРА

Абрамов А.В. и Пузаченко А.Ю. 2006. Географическая изменчивость черепа и систематика палеарктических барсуков (Mustelidea, *Meles*). *Зоологический журнал*, **85**(5): 641–655.

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С. и Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика: классификация и снижение размерности. Финансы и статистика, Москва: 1–607.

Барышников Г. Ф. 2007. Медвежьи (Carnivora, Ursidae). Наука, Санкт-Петербург, 541 с.

Боескоров Г.Г. и Пузаченко А.Ю. 2001. Географическая изменчивость черепа и рогов лосей (*Alces*, Artiodactyla) Голарктики. *Зоологический журнал*, **80**(1): 1–14.

Загребельный С.В. и Пузаченко А.Ю. 2006. Изменчивость черепа песцов беринговского (*Alopex lagopus beringensis*), медновского (*A. l. semenovi*) и материкового (*A. l. lagopus*) подвидов (Carnivora, Canidae). *Зоологический журнал*, **85**(8): 1007–1023.

Куприянова И.Ф., Пузаченко А.Ю. и Агаджанян А.К. 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora). *Зоологический журнал*, **82**(7): 839–851.

Лебедева Н.В. и Криволуцкий Д.А. 2003. Биологическое разнообразие и методы его оценки. В кн.: География и мониторинг биоразнообразия. НУМЦ, Москва: 8–75.

Левич А.П. 2007. Описание, происхождение и применение ранговых распределений в экологии сообществ. *Общая и прикладная ценология*, **5**: 14–19.

Потапова Е.Г., Пузаченко А.Ю. и Бибиков Д.И. 1997. Морфологическая дифференциация серого сурка (*Marmota baibacina*) и тарбагана (*M. sibirica*) в южной Монголии. В кн.: Сурки Голарктики как фактор биоразнообразия. Тез. докл. III Международного Совещания по суркам. (25–29 августа 1997, Чебоксары). ABF, Москва: 80–81.

Пузаченко А.Ю., Раутиан Г.С., Сипко Т.П. и Киселева Е.Г. 1999. Дифференциация современных и вымерших форм рода *Bison* по признакам черепа. В кн.: А.А. Аристов (Ред.). Редкие виды млекопитающих России и сопредельных стран. Сборник статей, Москва: 330–338.

Пузаченко А.Ю. 2000. Применение многомерного шкалирования в анализе структуры. В кн.: И.Я. Павлинов (Ред.). Систематика и филогения грызунов и зайцеобразных, Москва: 137–140.

Пузаченко А.Ю. 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша (*Spalax microphthalmus*, Spalacidae, Rodentia). 1. Методика анализа данных, невозрастная изменчивость самцов. *Зоологический журнал*, **80**(3): 1–15.

Пузаченко А.Ю. 2003а. Структура изменчивости черепа слепышей рода *Nannospalax* (Rodentia, Spalacidea): дивергенция как редукция разнообразия. В кн.: А.О. Аверьянов и Н.И. Абрамсон (Ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих, Санкт-Петербург: 197–200

Пузаченко А.Ю. **2003б.** Энтропия как мера морфологического разнообразия. В кн.: Ф.Н. Голенищев и Г.И. Баранова (Ред.). *Териологические исследования*, **3**. Санкт-Петербург: 60–81.

Пузаченко А.Ю. 2006. Изменчивость черепа у слепышей рода *Nannospalax* (Spalacidae, Rodentia). *Зоологический журнал*, **85**(2): 235–253.

Пузаченко А.Ю. и Загребельный С.В. 2008. Изменчивость черепа песцов *Alopex lagopus* L. (Carnivora, Canidae) Евразии. *Зоологический журнал*, **87**(9): 1106–1123.

Пузаченко Ю.Г. 2006. Глобальное биологическое разнообразие и его пространственно-временная изменчивость. В кн.: Н.С. Касимов и Р.К. Клиге (Ред.). Современные глобальные изменения природной среды. Т. 2. Научный мир, Москва: 306–376.

Пузаченко Ю.Г. 2007. Проблемы исследования биологического разнообразия горных территорий. В кн.: В.В. Рожнов и Ф.А. Темботова (Ред.). Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. Товарищество научных изданий КМК, Москва: 256–266.

Пузаченко Ю.Г., Пузаченко М.Ю., Козлов Д.Н. и Алещенко Г.М. 2004. Анализ строения почвенного профиля, на основе цифровой цветной фотографии. *Почвоведение*, **2**: 133–146.

Раутиан Г.С., Немцев А.С. и Пузаченко А.Ю. 2003. Краниологическая характеристика зубров. В кн.: Г.С. Раутиан (Ред.). Зубр на Кавказе. Качество, Москва-Майкоп: 51–76.

Юдин В.Г. 1991. Особенности морфологии бурого медведя Дальнего Востока. В кн.: М.А. Вайсфельд и И.Е. Честин (Ред.). Медведи в СССР. Наука, Новосибирск: 219–232.

Уиллиамс У.Т., Ланс Д.Н., 1986. Методы иерархической классификации. В кн.: М. Б. Малютов (Ред.). Статистические методы для ЭВМ. Наука, Москва: 269–301.

Abramov A.V. and Puzachenko A.Yu. 2005. Sexual dimorphism of craniological characters in Eurasian badgers, *Meles* spp. (Carnivora, Mustelidae). *Zoologischer Anzeiger*, **244**: 11–29.

Baryshnikov G.F., Mano T. and Masuda R. **2004.** Taxonomic differentiation of *Ursus arctos* (Carnivora, Ursidae) from south Okhotsk Sea islands on the basis of morphometrical analysis of skull and teeth. *Russian Journal of Theriology*, **3**(2): 77–88.

Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu. and Abramov A.V. 2003. New analysis of variability of check teeth in Eurasian badgers (Carnivora, Mustelidae, *Meles*). *Russian Journal of Theriology*, **1**(2): 133–149.

Kruskal J.B. 1964. Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, **29**: 1–27.

Kullbak S. and Leibler R.A. 1951. On information and sufficiency. *Annals of Mathematical Statistics,* **22**: 79–86.

Mano T. 1994. Home range and habitat use of brown bears in the southwestern Oshima Peninsula, Hokkaido. *International Conference of Bear Research and Management*, **9**(1): 319–325.

Masuda R., Amano T. and Ono H. **2001**. Ancient DNA Analysis of brown bear (*Ursus arctos*) remains from the archeological site of Rebun Island, Hokkaido, Japan. *Zoological Science*, **18**(5): 741–751.

Masuda R., Murata K., Aiurzaniin A. and Yoshida M.C. 1998. Phylogenetic status of brown bears *Ursus arctos* of Asia: A preliminary result inferred from mitochondrial DNA control region sequences. *Hereditas*, **128**: 277–280.

Matsuhashi T, Masuda R., Mano T, Murata K. and Aiurzaniin A. 2001. Phylogenetic relationships among worldwide populations of the brown bear *Ursus arctos*. *Zoological Science*, **18**(8): 1137–1144.

Matsuhashi T., Masuda R., Mano T. and Yoshida M.C. 1999. Microevolution of the mitochondrial DNA control region in the Japanese brown bear (*Ursus arctos*) population. *Molecular Biology and Evolution*, **16**(5): 676–684.

Ohdachi S., Aoi T., Mano T. and Tsubota T. 1992. Growth, sexual dimorphism, and geographical variation of skull dimensions of the brown bear *Ursus arctos* in Hokkaido. *Journal of Mammalian Society of Japan*, **17**(1): 27–47.

Sattath S. and Tversky A. **1977.** Additive similarity trees. *Psychometrika*, **42**: 319–345.

Shepard B.N. 1962. The analysis of proximities: multidimensional scaling with unknown distance function. *Psychometrika*, **27**(2): 125–140.

Tsuruga H., Mano T. and Yamanaka M. 1994. Estimate of genetic variation in Hokkaido brown bears (*Ursus arctos yesoensis*) by DNA fingerprinting. *The Japanese Journal of Veterinary Research*, **42**(3–4): 127–136.

Yoneda M. and Abe H. 1976. Sexual dimorphism and geographic variation in the skull of the Ezo brown hear (*Ursus arctos yesoensis*). *Memoirs of Faculty of Agriculture Hokkaido University*, **9**: 265–276.